

Série A, N° de série : 1326

Numéro d'ordre : 2195

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ANDRÉ EICHHORN

PREMIÈRE THÈSE : RECHERCHES CARYOLOGIQUES COMPARÉES CHEZ
LES ANGIOSPERMES ET LES GYMNOSPERMES.

DEUXIÈME THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

17 NOV 1931

Soutenues le ~~Octobre~~ 1931, devant la Commission d'examen

MM. M. CAULLERY.....	Président.
A. GUILLIERMOND	} Examinateurs.
A. DEREIMS.....	

CAEN

EDITION DES ARCHIVES DE BOTANIQUE

51, Rue de Bayeux, 51

1931

THÈSES

présentées à la Faculté des Sciences
de l'Université de Paris
pour obtenir
le grade de Docteur ès Sciences Naturelles



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Série A, N° de série : 1326

Numéro d'ordre : 2195

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ANDRÉ EICHHORN

PREMIÈRE THÈSE : RECHERCHES CARYOLOGIQUES COMPARÉES CHEZ
LES ANGIOSPERMES ET LES GYMNOSPERMES.

DEUXIÈME THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le Octobre 1931, devant la Commission d'examen

MM. M. CAULLERY.....	Président.
A. GUILLIERMOND	} Examineurs.
A. DEREIMS.....	

CAEN

EDITION DES ARCHIVES DE BOTANIQUE

51, Rue de Bayeux, 51

1931

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	C. MAURAIN, <i>Professeur</i> , Physique du globe.
<i>Doyen honoraire</i>	M. MOLLIARD.
<i>Professeurs honoraires</i> ..	A. JOANNIS.
	H. LE CHATELIER.
	H. LEBESGUE.
	A. FERNBACH.
	A. LEDUC.
	E. HÉROUARD.
	EMILE PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure
	E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
	G. KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
	P. JANET Electrotechnique générale.
	F. WALLERANT Minéralogie.
	P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
	M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathématique.
	H. ABRAHAM Physique.
	M. MOLLIARD Physiologie végétale.
	E. CARTAN Géométrie supérieure.
	Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
	Jean PERRIN Chimie physique.
	L. LAPICQUE Physiologie générale.
	Mme P. CURIE Physique générale et radioactivité.
	G. URBAIN Chimie générale.
	L. MARCHIS Aviation.
	E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations
	A. COTTON Physique générale.
	J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
	Charles FABRY Physique.
	R. LESPIEAU Théories chimiques.
<i>Professeurs</i>	P. PORTIER Physiologie comparée.
	Charles PÉREZ Zoologie.
	E. BLAISE Chimie organique.
	P.-A. DANGEARD Botanique.
	Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
	E. RABAUD Biologie expérimentale.
	G. JULIA Mathématiques générales.
	Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
	V. AUGER Chimie appliquée.
	P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
	O. DUBOSQ Biologie maritime.
	Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
	A. MAILHE Etude des combustibles.
	L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
	Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
	Ch. JACOB Géologie.
	P. PASCAL Chimie minérale.
	Léon BRILLOUIN Théories physiques.
	E. ESCLANGON Astronomie.
	H. BÉNARD Physique (P. C. N.).
	G. MAUGUIN Minéralogie.
	L. BLARINGHEM Botanique.
	A. GUILLIERMOND Botanique (Enseignement P. C. N.).
E. PÉCHARD	Chimie (Enseig ^t P. C. N.).
A. GUILLET	Physique.
M. GUICHARD	Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY ..	Pétrographie.
A. DEREIMS	Géologie.
A. DENJOY	Calcul différentiel et intégral.
H. MOUTON	Chimie physique.
A. DUFOUR	Physique (P. C. N.).
L. DUNOYER	Optique appliquée.
M. JAVILLIER	Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY	Zoologie.
A. DEBIERNE	Radioactivité.
E. DARMOIS	Physique.
G. BRUHAT	Physique.
F. PICARD	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	L. JOLEAUD Paléontologie.
	M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.
	Mme RAMART-LUCAS Chimie organique.
	BÉGHIN Mécanique théorique des fluides.
	FOCH Mécanique expérimentale des fluides.
	PAUTHENIER Physique (P. C. N.).
	VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
	De BROGLIE Théories physiques.
	LABROUSTE Physique du Globe.
	FREUNDLER Chimie (P. C. N.).
	PRENANT Zoologie.
	P. JOB Chimie générale.
	CHRÉTIEN Optique appliquée.

Secrétaire A. PACAUD



RECHERCHES CARYOLOGIQUES COMPARÉES

CHEZ LES ANGIOSPERMES ET LES GYMNOSPERMES

INTRODUCTION

Après qu'en 1831, R. BROWN eut découvert chez les végétaux, et dans les organes les plus divers, la présence de noyaux, il rencontra, chose assez étonnante, un contradicteur déterminé en MEYEN qui aurait dû être, cependant, le plus ardent de ses partisans. Car, en effet, c'est à ce dernier, bien qu'elle lui soit rarement attribuée, que doit être accordée la paternité de la découverte de cet organite cellulaire qui devait, jusqu'à nos jours, occuper sans livrer pleinement ses secrets, les cytologistes et les généticiens. MEYEN (1837), à ce moment, ne concevait pas de la même façon que BROWN le rôle du noyau ; il pensait qu'on lui devait reconnaître les fonctions d'un corps de réserve.

En passant par les conceptions les plus diverses de SCHLEIDEN (1838) qui, le premier, entrevit la possibilité d'une relation entre l'évolution nucléaire et la cytokinèse, de NAEGELI, de SCHACHT, de HOFMEISTER, etc., il faut attendre les travaux de STRASBURGER pour rencontrer, sur ces questions, une vue d'ensemble correcte et scientifiquement établie.

Sans doute, un zoologiste, REMAK (1852), avait-il déjà admis que tout noyau dérivait, par division, d'un noyau préexistant. Sans doute aussi, E. RUSSOW (1872) — contrairement à l'opinion de W. HOFMEISTER — était-il parvenu à l'idée que le réseau nucléaire, observé sur le vivant et dans les objets les plus variés (cellules-mères de spores chez *Marsilia*, *Ophioglossum*, *Equisetum* et *Lilium*) se résolvait en courts bâtonnets, alors que son contradicteur ne voulait voir là que des artefacts ; mais, ni les uns ni les autres, n'avaient pu saisir la concordance

presque constante, peut-on dire, d'une mitose avec une cytokinèse.

Ce synchronisme devait être découvert, lors d'une étude sur les Plathelminthes, par un zoologiste, A. SCHNEIDER, en 1873. Malheureusement son travail, demeuré ignoré en raison du peu de diffusion du périodique auquel il le confia, mais qui n'en demeure pas moins d'une importance primordiale, n'était pas parvenu à la connaissance de STRASBURGER et de BÜTSCHLI lorsque, simultanément, et deux ans plus tard (1875), ils décrivirent les phénomènes de division nucléaire, l'un dans les cellules végétales (œuf fécondé des Conifères), l'autre dans les cellules animales (œufs des Nématodes).

Après ces travaux fondamentaux il restait à étudier, dans le détail, ce que SCHLEICHER dénomma la caryocinèse, ce que FLEMMING ne devait pas tarder à appeler la mitose (1882), c'est-à-dire le devenir, phase par phase, des « chromosomes », suivant l'expression de WALDEYER (1888). Depuis lors cette étude ne s'est pas arrêtée et chaque jour apporte quelque éclaircissement nouveau à ces questions qui sont loin d'être simples et qui toutes sont encore imparfaitement connues : structure du noyau ; structure, mode d'évolution et nombre des chromosomes ; rapports de la caryologie avec la génétique et la systématique, etc., pour ne parler que de la mitose somatique, seule envisagée ici.

Nous avons tenté, dans ce Mémoire, d'aborder quelques-unes de ces questions. Pour cela nous avons dû avoir recours aux végétaux les plus divers, dont on trouvera plus loin l'énumération.

*
* *

C'est pour nous, au seuil de ce travail, un agréable devoir de dire à notre maître, M. le Professeur GUILLIERMOND, qui a bien voulu, après nous avoir accueilli dans son laboratoire, nous faire profiter de ses conseils et de sa haute expérience, toute notre respectueuse reconnaissance.

M. le Professeur MOLLIARD, à diverses reprises, a daigné nous encourager dans nos recherches. Il nous permettra de lui dire combien son attention nous a été précieuse.

A M. DUPONT, qui a été notre premier éducateur et à qui nous devons notre orientation scientifique, à M. MANGENOT, en qui nous avons trouvé un ami et un conseiller aussi dévoué qu'autorisé, nous sommes heureux de dire quel souvenir agréable sera toujours pour nous celui des heures passées en leur compagnie et de quel réconfort nous a été leur affection.

La maison Vilmorin (Verrières-le-Buisson), le Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, la Direction du domaine des Barres, nous ont fourni sans cesse, avec générosité, tous les matériaux qui pouvaient nous être utiles ; leur aide nous a été d'un grand secours. MM. SIMONET, FRANQUET, DE VIRVILLE et BARDÉ, à des titres divers, nous ont rendu de réels services, ils voudront bien trouver ici l'assurance de nos vifs remerciements.

Le manuscrit de notre travail venait d'être remis au regretté Professeur VIGUIER quand l'atteignit la maladie qui devait si rapidement l'emporter. C'est avec émotion que nous rappelons et saluons ici sa mémoire.

Nos remerciements vont de même à M. le Professeur CHERMEZON qui nous a réservé, par la suite, le plus aimable accueil et à M. MESLIN qui nous a rendu, au cours de l'impression, des services que nous n'oublierons pas.

Qu'il nous soit permis, enfin, de dire combien nous avons été honoré par l'attribution qu'a daigné nous faire le Conseil de la Faculté des Sciences d'une bourse Commercy, grâce à quoi nous avons pu mener à bonne fin notre travail.

Pour faciliter la lecture des pages qui vont suivre, il paraît utile d'indiquer rapidement le plan suivi dans cette étude. Nous nous efforcerons de faire de chaque chapitre un tout qui puisse se suffire à lui-même, mais parfois nous serons amené à renvoyer, pour l'énoncé de certaines théories par exemple, à un chapitre soit antérieur, soit postérieur, à seule fin d'éviter les répétitions.

En premier lieu nous nous proposons de donner un aperçu sur l'importance que présente la fixation dans toute étude cytologique. Comme elle ne suffit pas, mais doit être accompagnée d'une coloration permettant la différenciation des parties diverses de la cellule et des tissus, nous envisagerons également les méthodes employées pour parvenir à cette fin.

Grâce à cette technique il nous sera possible alors de procéder à l'examen des coupes obtenues. De cet examen nous tirerons une étude de l'évolution nucléaire. Cette évolution nous la diviserons, suivant l'usage, pour en envisager les différentes phases et nous montrerons, à partir du noyau quiescent, dont nous considérerons la structure, comment, à travers la prophase, — au sujet de laquelle nous tâcherons d'établir une différence fondamentale entre Gymnospermes et Angiospermes, — la métaphase, l'anaphase et la télophase, le noyau revient à son état primordial de noyau quiescent. A côté de l'évolution des chromosomes nous suivrons celle du ou des nucléoles et ce sera le lieu de montrer le peu de certitude que l'on a sur le rôle de ces organites singuliers et l'impossibilité où l'on est d'admettre les théories qui ont été émises à leur sujet.

Une formation dont la découverte est récente — les satellites — retiendra ensuite notre attention.

Il conviendra de nous étendre assez longuement sur les idées, toutes différentes, que les auteurs ont exprimées à propos de la structure des chromosomes, structure qui ne paraît pas encore élucidée. Une discussion des hypothèses émises récemment sur l'existence de diverses chromatines sera là à sa place.

En concluant et en résumant les points acquis, on ne manquera cependant pas de marquer combien, dans plusieurs cas, les résultats obtenus à partir d'un matériel fixé nécessiteront une confirmation qui ne pourra être fournie que par l'observation vitale.

CHAPITRE PREMIER

L'OBSERVATION VITALE, LA FIXATION ET LES FIXATEURS

Si le naturaliste fait un constant usage de ses cinq sens, il ne fait point de doute que, de tous, c'est celui de la vue qu'il utilise le plus et qu'il faut qu'il ait le plus exercé. Mais il arrive bien souvent que l'œil ait besoin du secours d'instruments qui viennent augmenter sa puissance et accroître sa force. La technique se complique alors et, en micrographie, elle prend une grande importance.

A. Observation vitale. — Le mode d'observation le plus simple est celui qui consiste à utiliser l'organe frais ou un fragment de cet organe, sans l'aide ni de liquides fixateurs, ni de colorants.

Sa mise en pratique, bien qu'assez ancienne (STRASBURGER), a reçu, ces derniers temps, une considérable extension. Elle a mené en cytologie à des découvertes considérables. Est-elle applicable en caryologie ? Déjà LUNDEGARDH avait pensé pouvoir étudier le cycle de la division nucléaire chez *Vicia Faba* entre autres, objet favorable, — parce que à longs chromosomes, — à l'aide de l'observation vitale. Sa technique a été attaquée de divers côtés et les résultats qu'il avait consignés ont été mis en doute. Plus récemment, SCHAEDE a repris cette étude et ses résultats n'ont pas trouvé grâce devant la critique très serrée de MARTENS, à laquelle nous nous rallions.

En effet, pour qu'une observation vitale conserve quelque valeur il faut qu'elle porte sur des cellules inaltérées. Or les critères anciens de l'altération de la vie cellulaire se sont montrés être sans valeur. Actuellement la vitalité de la cellule peut être contrôlée grâce, d'une part, à l'observation des inclusions cytoplasmiques que l'on doit constamment avoir en vue, et dont l'état peut renseigner sur celui de la cellule, et, d'autre part, à la possibilité d'avoir recours à une coloration vitale du système vacuolaire, qui servira, en quelque sorte, de test accessoire. Sans doute objectera-t-on que la persistance du mouvement (déformation, etc...) des mitochondries et des chondriocones, en raison de la fragilité plus grande du noyau par rapport à ces formations,

peut ne pas constituer toujours un élément d'appréciation, mais si la seconde condition est, par ailleurs, remplie et qu'il soit possible de réaliser une coloration du vacuome, sans fixation du colorant sur les noyaux, l'intégrité de la vie de la cellule semble bien pouvoir être admise.

Deux autres conditions essentielles, dont il faut tenir un compte précis, avaient pareillement échappé aux observateurs anciens. Il s'agit de la durée de l'observation qui doit être aussi courte que possible et de la nature physique et chimique du milieu dans lequel elle a lieu, qui doit être parfaitement équilibré.

Toutes les conditions favorables à une observation vitale proprement dite étant acquises, va-t-il s'en suivre que l'on pourra toujours y avoir recours ? Loin de là. Et les difficultés commencent avec l'application de la technique. L'idéal est d'avoir à sa disposition des organes entiers, minces et transparents. Mais cela est rarement possible. La préparation des coupes à la main, généralement indispensables, doit retenir tous les soins, mais l'on comprend que, dans bien des cas, elle est irréalisable. Il faut alors faire appel à la technique des fixations.

B. Fixation. — La fixation, on le sait, est un procédé qui consiste à tuer rapidement la cellule et à saisir sur le fait sa vie intime. Elle est, par conséquent, brutale et les critiques, qui en ont attaqué le principe, ont surtout insisté sur ce point. Elle est, néanmoins, toujours utilisée et ceci parce que très avantageuse, étant donné que la simple observation vitale, en raison de la faible différence de réfringence des divers constituants cellulaires, ne permet pas de tout étudier, comme nous venons de le voir.

Judicieusement choisis, les mélanges fixateurs donnent, d'ailleurs, d'excellents résultats. Mais sur la quantité des liquides proposés, bien peu méritent d'être retenus et utilisés. En effet, il est toute une série de ces liquides qui fournissent des images fausses et créent ce que l'on appelle depuis peu des « artefacts » ou artifices de préparation. C'est surtout en se basant sur l'étude vitale des constituants cytoplasmiques qu'il est possible de se rendre compte de la nocivité de certains fixateurs. En fait, jusqu'ici, on avait toujours utilisé, — et bon nombre de caryologistes ont encore presque exclusivement recours à de telles techniques, — des liquides à base d'acide acétique pour la fixation des noyaux. On s'est rapidement rendu compte qu'ils n'étaient pas indiqués pour celle du chondriome et l'on a eu recours alors à des fixations dites mitochondriales. Si le noyau paraît plus résistant à l'acide acétique et

se moins déformer que le chondriome, il n'en est pas moins vrai que, sous l'action de ces fixateurs, il se produit des troubles dont l'étendue est directement proportionnelle à celle de la teneur, en cet acide, du liquide employé. Aussi est-il indiqué de renoncer à ces milieux et d'utiliser exclusivement, ou presque, ceux auxquels s'adresse la technique dite mitochondriale ; on évitera ainsi, entre autres inconvénients, les empâtements si gênants pour la coloration à laquelle on doit procéder ultérieurement. Aussi nous en sommes-nous tenu aux mélanges suivants : Meves, Regaud, Helly et, comparativement, Bouin, modification de ce liquide par Lenoir, Flemming fort, Tellyesniczky, Perenyi, Nawaschin et Carnoy.

Voici quelques-uns des artefacts créés par ces derniers, dont nous donnons dans la Planche I (fig. 1 à 6) diverses images.

FIXATEURS SANS ACIDE	FIXATEURS AVEC ACIDE
Noyau quiescent avec fin réticulum	Réticulum grossier
Pas d'auréoles périnucléolaires	Auréoles périnucléolaires
Prophase à chromosomes séparés	Spirème artificiel
Prophase à chromosomes clivés (Angiospermes)	Absence de clivage
Anaphase à chromosomes distincts	Chromosomes agglomérés
Télophase avec chromosomes alvéolisés	Pas de structure définie
Nucléoles sphériques ou ovoïdes	Nucléoles en « larmes », etc...
Chromosomes généralement homogènes	Présence d'un chromonema

Comme on le voit, on ne saurait trop réfléchir sur les qualités d'un fixateur, lors de son emploi. Jusqu'ici, deux opinions avaient prévalu à ce sujet. L'une, que l'on peut qualifier d'optimiste, admettait que toute fixation était bonne ; l'autre, que l'on peut appeler pessimiste, déniait toute valeur aux images obtenues par cette technique. Il ne semble pas qu'aucune des deux soit pleinement justifiée : on a, en effet, maintenant, deux moyens de vérifier la valeur d'une fixation en dehors de l'observation vitale : le premier consiste en une comparaison

des images fournies par la fixation en cause avec celles que l'on peut obtenir à partir d'un fixateur mitochondrial, le second réside en la réalisation d'une fixation contrôlée. Parfois la première méthode suffit pour se faire une opinion, car il est évident qu'une méthode capable de fixer le noyau et de conserver en même temps le chondriome peut être réputée excellente, c'est le cas par exemple pour le liquide de Helly. Parfois il faut avoir recours au second mode de contrôle. Pour cela, et l'expression employée dit assez la façon de faire, il suffit de réaliser une observation vitale convenable et de remplacer le milieu dans lequel baigne la préparation par le liquide fixateur dont on veut vérifier la plus ou moins grande nocivité, en le faisant passer entre lame et lamelle. Il est aisé de saisir à ce moment, si l'on prend soin de ne pas interrompre l'observation un instant, de noter s'il se produit ou non quelques troubles et de quelle nature ils sont, bref, si le liquide fixateur crée ou non des artefacts. On verra plus loin l'usage qu'il a été fait à plusieurs reprises de ce procédé et les avantages qu'il présente.

*
* *

Nous avons signalé déjà les fixateurs dont nous avons fait usage. Nous rappellerons simplement ici leur formule respective.

Liquide de Flemming (fort) :

Solution d'acide osmique à 2 %	15 parties
Solution d'acide chromique à 1 %	4 —
Acide acétique cristallisé	1 —

Le liquide de Meves n'est autre que le précédent dans lequel l'acide acétique a été presque entièrement proscrit.

Liquide de Bouin (Picroformol) :

Solution aqueuse saturée d'acide picrique	75 cm ³
Formol du commerce	20 —
Acide acétique cristallisé	5 —

Modification de ce mélange par Lenoir :

Alcool à 95 %	645 cm ³
Formol à 40 %	330 —
Acide acétique cristallisable	25 —
Acide picrique	5 gr.

Liquide de Nawaschin :

Acide chromique à 10 %	10 cm ³
Formol à 40 %	4 —
Acide acétique cristallisable	4 —

Liquide de Helly :

à 9 c. c. d'un mélange comprenant :

Eau distillée	100 cm ³
Bichromate de K.	2 gr. 5
Sublimé	5 —

on ajoute au moment de l'emploi :

Formol à 30 %	1 cm ³
-------------------------	-------------------

Mélange bichromaté de v. Tellyesniczky :

Bichromate de K.	3 gr.
Acide acétique cristallisable	5 cm ³
Eau	100 —

Liquide de Carnoy :

Chloroforme	3 vol.
Alcool absolu	6 —
Acide acétique cristallisable	1 —

Formule de Perenyi :

Acide nitrique à 10 %	4 vol.
Alcool	3 —
Acide chromique à 0,5 %	3 —

Méthode de Heitz.

E. HEITZ a mis au point une méthode rapide (légèrement modifiée par BELLING, 1928) permettant de fixer et de colorer à la fois les chromosomes. Il plonge pendant quelques instants les objets dans le liquide de Carnoy à chaud, puis dans une solution de carmin acétique (acide acétique à 45 % saturé à l'ébullition avec du carmin et filtré). Cette technique, qui présente de gros inconvénients (gonflement souvent exagéré des chromosomes), ne nous paraît convenir qu'à la détermination du nombre des chromosomes, mais ne permet pas une étude des détails de leur structure ou de leur cycle évolutif.

La fixation des objets est suivie de leur déshydratation progressive au moyen de la série des alcools ; après passage dans le xylol, on procède à l'inclusion dans la paraffine. Les coupes peuvent ensuite être débitées à telle épaisseur que l'on juge utile. Celle de 4 μ environ paraît convenir dans le cas d'examen de chromosomes longs pour avoir dans la même préparation des noyaux intacts et possédant leur équipement chromosomique au complet. Dans le cas des petits chromosomes, une épaisseur moindre peut être préconisée et offrir certains avantages pour une bonne visibilité.

C Coloration. — Quiconque a pratiqué l'observation vitale, et singulièrement du chondriome ou du noyau, sait combien les images sont peu nettes et, partant, l'utilité des colorants. La meilleure coloration connue à ce jour est encore celle à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain (1), qui a l'avantage de fournir des images distinctes et d'être d'un maniement facile, parce que applicable après usage de n'importe quel fixateur. On a beaucoup vanté l'emploi des colorations combinées susceptibles, pensait-on, de fournir, *ipso facto*, une différenciation des divers constituants chimiques nucléaires. Nous ne nous sommes pas attaché à étudier ces multiples techniques aujourd'hui assez peu employées, mais l'une d'elles cependant a retenu notre attention. Nous l'avons expérimentée en raison des conclusions que l'auteur, qui vient de la rénover, pensait pouvoir en faire découler ; il s'agit de la coloration différentielle de la « nucléoline » et de la « réticuline » par la safranine-aniline et l'hématoxyline combinées, indiquée par LENOIR. Cette combinaison n'est sans doute pas nouvelle ; on la trouve déjà utilisée par SCHAFFNER dans un travail sur la mitose somatique de l'*Allium Cepa*, paru en 1898, mais dont l'auteur n'a tiré aucun profit.

Voici très brièvement résumé le mode opératoire d'après LENOIR, qui ne diffère sensiblement pas, dans ses grandes lignes, de celui de SCHAFFNER.

On procède à une fixation par le liquide de Bouin-Duboscq-Brasil, modifié suivant les données de LENOIR. Les coupes sont placées, après un mordantage de trois heures au plus et lavage à l'eau courante, dans un bain d'hématoxyline où on les laisse durant deux à trois heures. On procède à nouveau à un lavage énergique à l'eau et à la régression par l'alun de fer à 3 %. Cette opération doit se poursuivre sous le microscope, car elle ne doit pas dépasser le moment où les nucléoles apparaissent en gris assez clair. Nouveau lavage à l'eau, après quoi

(1) On plonge les coupes dans une solution d'alun de fer ammoniacal à 3 % durant 24 heures. On lave rapidement et on les place dans le mélange suivant où elles peuvent séjourner de 12 à 24 heures et parfois davantage :

Eau distillée	80 cm ³
Alcool à 95°	10 cm ³
Glycérine	10 cm ³
Hématoxyline	1 gr.

Après un léger lavage on procède à leur différenciation dans un bain d'alun de fer à la concentration d'environ 3 %. Une concentration légèrement plus forte peut être utile si le séjour dans l'hématoxyline a été prolongé et qu'il y ait eu surcoloration. La différenciation terminée, on monte au baume après passage des coupes dans la série des alcools et xylols.

les coupes sont mises à séjourner dans une solution de *Safranine O* préparée de la manière suivante :

D'une part, une solution à saturation dans l'alcool à 95° ;

D'autre part, une solution, également à saturation, dans l'eau d'aniline aussi vieille que possible.

On filtre les deux solutions et on mélange à parties égales.

Un séjour de 12 à 15 heures dans ce bain de safranine-aniline suffit pour obtenir une bonne coloration. Les coupes sont alors teintées uniformément en rouge foncé. La régression a lieu, cette fois, par l'alcool chlorhydrique, soit de l'alcool à 70° additionné d'acide chlorhydrique dans la proportion de 0 cm³ 200 pour 1.000. Après ces opérations, la chromatine dite réticulaire est noire, la chromatine nucléolaire est rouge. Nous donnerons plus loin des définitions de ces divers termes.

D'après cet énoncé, il paraît bien que chaque colorant doit être spécifique. Si l'on y réfléchit, et si l'on se reporte aux *Manuels de Technique microscopique*, on comprendra qu'il en puisse difficilement aller ainsi ; car, en effet, on considère généralement que l'hématoxyline, comme la safranine, colore globalement la chromatine. N'en va-t-il plus de même quand ces deux colorants sont utilisés concurremment ? L'expérience montre que la distinction que l'on a pensé pouvoir faire n'est pas réalisable et qu'il n'est pas possible de baser une théorie sur l'emploi de cette méthode. On verra plus loin (Chapitre VII, p. 53) les autres raisons qui militent en faveur du rejet de la théorie de LENOIR, théorie qui, si elle avait été vérifiée, aurait été d'une importance primordiale, en même temps que séduisante, tout en étant des plus simples.

D. Matériel. — Nous nous sommes servi dans cette étude presque exclusivement des méristèmes radiculaires obtenus en plaçant dans de la mousse humide les graines des principales plantes suivantes :

CRYPTOGAMES VASCULAIRES (parties aériennes)

Equisetum arvense

Equisetum maximum

Equisetum variegatum

ANGIOSPERMES

Reseda lutea

Solanum Dulcamara

Bocconia cordata

Reseda luteola

Cucumis sativus

Phaseolus vulgaris

Solanum tuberosum

Cucurbita Pepo

Ricinus communis

Solanum nigrum

Helianthus annuus

Iris pseudo-acorus

GYMNOSPERMES

<i>Pinus silvestris</i>	<i>Pinus Zungeana</i>	<i>Abies Veitchii</i>
<i>Pinus montana</i>	<i>Pinus Banksiana</i>	<i>Abies sachalinensis</i>
<i>Pinus Pinea</i>	<i>Cedrus Libani</i>	<i>Cunninghamia sinensis</i>
<i>Pinus Laricio</i>	<i>Cedrus Deodara</i>	<i>Sequoia gigantea</i>
<i>Pinus Pinaster</i>	<i>Cedrus atlantica</i>	<i>Sequoia sempervirens</i>
<i>Pinus halepensis</i>	<i>Larix leptolepis</i>	<i>Cryptomeria japonica</i>
<i>Pinus Sabiniana</i>	<i>Larix dahurica</i>	<i>Taxodium distichum</i>
<i>Pinus Peuce</i>	<i>Pseudolarix Kaempferi</i>	<i>Libocedrus decurrens</i>
<i>Pinus canariensis</i>	<i>Picea excelsa</i>	<i>Thuja occidentalis</i>
<i>Pinus koraiensis</i>	<i>Picea jezoensis</i>	<i>Thuja orientalis</i>
<i>Pinus Jeffeyi</i>	<i>Tsuga dumosa</i>	<i>Thuja gigantea</i>
<i>Pinus rigida</i>	<i>Tsuga Douglasii</i>	<i>Cupressus sempervirens</i>
<i>Pinus tuberculata</i>	<i>Abies Nordmanniana</i>	<i>Cupressus torulosa</i>
<i>Pinus ponderosa</i>	<i>Abies cephalonica</i>	<i>Cupressus arizonica</i>
<i>Pinus muricata</i>	<i>Abies Pinsapo</i>	<i>Cupressus macrocarpa</i>
<i>Pinus Armandi</i>	<i>Abies pectinata</i>	<i>Chamaecyparis pisifera</i>
<i>Pinus sinensis</i>	<i>Abies firma</i>	<i>Chamaecyparis obtusa</i>
<i>Pinus Thunbergii</i>	<i>Abies grandis</i>	<i>Chamaecyparis Lawsoniana</i>
<i>Pinus Montezumae</i>	<i>Abies numidica</i>	<i>Cephalotaxus pedunculata</i>
<i>Pinus palustris</i>	<i>Abies nobilis</i>	<i>Ginkgo biloba</i>

CHAPITRE II

LE NOYAU AU REPOS

On rencontre, chez le végétal, et suivant les régions examinées, deux sortes de noyaux dits : au repos. Les uns, ceux des parties méristématiques, sont destinés à subir une division nouvelle, ils sont en interphase ; les autres, dans les organes différenciés, ou même dans les portions sous-méristématiques, qui n'entreront plus en mitose, sont au repos définitif. Cette distinction, d'ailleurs, n'est fondée que sur l'étude du devenir respectif de ces noyaux, car, morphologiquement, quoi qu'on en ait dit, aucun caractère distinctif n'existe entre eux. L'étude qu'on en peut faire, soit vitalement, soit sur coupes, le démontre pleinement.

L'observation vitale est ici relativement aisée et cela s'explique si l'on considère que, à ce moment, le noyau possède des contours nets, bien délimités, grâce à l'existence de la membrane nucléaire.

Dans tout noyau il est plusieurs choses à considérer, et tout d'abord la membrane. Elle est, en général, visible quel que soit le mode d'observation auquel on a recours. Son existence, d'ailleurs, est abondamment démontrée par les recherches de microdissection, telles que les pratique CHAMBERS, par exemple, et personne ne songe à la nier maintenant. Elle est certes moins nette dans les observations vitales que dans une préparation montée, mais ce caractère de moindre visibilité nous le rencontrerons chaque fois que nous aurons affaire à une observation non précédée d'une fixation et aussi d'une coloration.

A l'intérieur de cette membrane on s'accorde, généralement, et en première approximation, pourrait-on dire, pour figurer un réseau nucléaire, porteur d'un ou de plusieurs nucléoles. Arrêtons-nous sur chacune de ces formations.

La chromatine dans le noyau au repos. — Peut-on dire que, d'une façon générale, la chromatine figure sous forme d'un réseau dans le noyau au repos ou, en d'autres termes, faut-il admettre que, dans tous les cas, le noyau est structuré ?

C'était l'avis des anciens caryologistes (STRASBURGER, LUNDEGARDH, etc...). Mais, à la suite de recherches sur les cellules animales (LEWIS, LÉVI, etc...), certains auteurs ont pensé que cette structure n'était autre chose qu'un artefact résultant de la fixation. Ce sont des idées de cette sorte que défendent, par exemple, parmi les chercheurs modernes, YAMAHA ou SCHAEDE, qui, généralisant leur interprétation, ne veulent voir partout que des noyaux homogènes.

Cette idée devait naturellement venir à l'esprit et l'on s'explique mal l'optimisme dont on faisait preuve autrefois vis-à-vis des fixateurs. Rappelons, cependant, qu'il est possible, on l'a vu, dans certains cas déterminés, d'admettre comme conformes à la vérité les images obtenues après usage de ces derniers.

Il va sans dire, d'autre part, que cette nouvelle manière de voir ne saurait invalider l'ancienne et nous tenterons de montrer que l'une et l'autre peuvent être défendues et ne s'infirmient pas réciproquement.

Opinions sur le noyau structuré. — Il suffira de rappeler ici que trois opinions ont départagé les caryologistes qui se sont occupés de la structure du noyau quiescent en ayant recours aux préparations montées. A ALTMANN (1892) on doit l'idée d'une structure granuleuse, à FLEMMING (1879) celle d'une structure filamenteuse et enfin à BÜTSCHLI (1892) celle d'une structure réticulée.

Ces diverses opinions ont résisté au temps et elles ont toujours trouvé des défenseurs nouveaux. Elles présentent surtout un intérêt quand elles prennent pour base l'observation de noyaux vivants. Néanmoins dans l'état actuel de la science ces distinctions paraissent bien subtiles encore, étant donné surtout qu'elles n'ont reçu d'aucun côté une confirmation tirée des propriétés physiques du noyau.

Aussi ne ferons-nous mention dans ce chapitre que des travaux entrepris sur matériel vivant, parce que plus récents pour la plupart et surtout susceptibles, davantage, d'éclairer le problème de la constitution physico-chimique du noyau.

A la théorie de la structure granuleuse se rapportent les observations de nombreux auteurs sur les poils staminaux de *Tradescantia* (LUNDSTROEM, 1879 ; STRASBURGER, 1879 ; BARANETZKY, 1880 ; DEMOOR, 1894 ; SAMASSA, 1898 ; GAIDUKOV, 1906 ; SCHAEDE, 1925 ; YAMAHA, 1926 ; SCARTH, 1927) ; sur les méristèmes radiculaires de *Vicia* et d'*Allium*

(LUNDEGARDH, 1912) (1) ; sur les cellules épidermiques des feuilles de Tulipe et de Jacinthe, des écailles du bulbe d'*Allium Cepa* (GUILLIERMOND, 1919 et 1930) ; sur l'*Elodea* (SCARTH, 1927) et enfin sur les filets staminaux de la Jacinthe et de *Vicia* (EICHORN, 1928).

A une seconde opinion (structure réticulée, dont on peut rapprocher la structure filamenteuse), on pourra attribuer principalement les observations de CHODAT (1924) sur l'ovule de *Gymnadenia*, de MARTENS (1927) sur les feuilles d'*Elodea*, les poils de *Tradescantia*, les racines de *Listera*, de *Solanum* et d'un certain nombre d'autres végétaux.

Opinions sur le noyau homogène. — Nous l'avons dit, on admettait anciennement que toujours le noyau possédait une structure déterminée que l'on pensait pouvoir rapporter à un des types énoncés ci-dessus. En effet, aucune réaction n'était encore intervenue et TISCHLER, dans son Traité peut encore écrire : « *Skeptisch gegen das Gesehene müssen wir uns nicht etwa deshalb verhalten, weil manchmal sowohl lebend wie fixiert « homogene » Kerne beschrieben sind. Das sind Ausnahme, und sie verlangen jedesmal eine Spezial-Erklärung* ».

Il faudrait donc considérer les cas d'existence de noyaux homogènes comme des exceptions venant simplement confirmer la règle de la présence générale d'une structure à l'intérieur des noyaux végétaux. C'était déjà l'opinion de FLEMMING et l'on s'arrêtait peu à étudier ces exceptions. Aussi la littérature ne renferme-t-elle qu'un petit nombre de travaux relatifs à cette question, à tout le moins en caryologie végétale, car il n'en va pas de même au sujet des cellules animales. Chez les Champignons ce sont les noyaux de *Dipodascus* qui sont réputés homogènes par JUEL (1902) et ceux de quelques Saccharomycètes par GUILLIERMOND (1903) ; chez les Algues ceux de *Spirogyra* d'après SCARTH (1927) ; chez les Végétaux supérieurs ceux de *Vicia Faba* et d'*Allium Cepa* d'après SCHAEDE (1925), des cellules stomatiques des feuilles de *Vicia* d'après WEBER (1927), des tissus cicatriciels de *Tradescantia* d'après CONARD (1928), ceux de *Zea Mays* pour B. NÉMEC (1929), ceux d'*Iris germanica* et d'*Elodea canadensis* d'après GUILLIERMOND (1930).

(1) Les idées, comme les figures, de LUNDEGARDH sont assez peu précises et on peut interpréter les unes et les autres différemment. Il écrit, d'ailleurs (*Arch. f. Zellf.*, IX, 1912) : « Das Gerüst des Kernes kann also aus Fäden, Tröpfchen oder kleinen unregelmässigen Caryotinmassen aufgebaut sein, die meistens in der Kernhöhlung gleichmässig verteilt sind. Ist das Caryotin fein verteilt so bekommt das Gerüstwerk ein fein granuliertes, waliges oder schwammartiges oder im optischen Querschnitt netzartiges Aussehen. Bei weniger feiner Verteilung kann sich ein Balkenwerk oder ein Tropfenhaufen bilden ». On peut, en interprétant ces paroles, admettre que toute structure est conforme à la réalité.

En résumé, on voit qu'aucune théorie générale n'est encore intervenue pour unifier les opinions des auteurs qui ont envisagé la question de la structure du noyau au repos et qui sont en tous points divergentes.

Nous n'avons mentionné que les travaux ayant pris pour base l'observation vitale. Les recherches entreprises avec l'aide des fixateurs ont le plus généralement donné à penser que le noyau possédait, d'une façon normale, une structure. C'est aussi l'idée directrice, semble-t-il, de l'éminent caryologiste belge MARTENS, qui croit pouvoir admettre que tout noyau interphasique ou au repos présente sa chromatine sous forme d'un réticulum. Ses très belles recherches ont eu pour point de départ des observations vitales, elles ont été confirmées par des études faites à l'aide des liquides fixateurs et plus spécialement en ayant recours à la technique des fixations contrôlées. Leur diversité paraît lui permettre la généralisation que nous venons de voir qui manquait.

Nous ne saurions, toutefois, nous rallier entièrement à cette manière de voir et nous sommes bien plutôt tenté d'admettre que l'une et l'autre façon d'envisager la structure du noyau quiescent peuvent être exactes suivant le cas.

CHAPITRE III

CHROMOCENTRES ET PROCHROMOSOMES

Que l'on ait recours à l'observation vitale, ou que l'on fasse usage des liquides fixateurs, il est évident que si l'on choisit deux exemples tels que la Courge d'une part et une Gymnosperme comme le Cèdre, d'autre part, la structure de leurs noyaux quiescents respectifs n'est pas la même. Si l'on se reporte aux figures 12 et 13 de la Planche I, qui les représentent d'après une préparation réalisée avec le liquide de Helly, on constate que la plante Angiosperme ne présente, outre la membrane et un fort nucléole très coloré, rien autre chose que de petits corps plus ou moins sphériques, situés tout contre la membrane, éloignés les uns des autres et sans lien apparent entre eux. Chez la Gymnosperme, par contre, l'existence d'un réticulum ne fait pas de doute et l'on note de suite la présence, sur ce dernier, de nombreux granules de forme indéterminée et en quantité variable, du moins apparemment, dont l'évolution, qui sera étudiée ultérieurement (Chapitre IV, p. 26), permet de dire qu'ils fonctionnent comme lieux de condensation de la chromatine éparse sur le réseau, lors de la constitution des chromosomes au début de la prophase.

Ces formations, visibles sur le vivant, mais cette fois encore moins nettement que sur préparation, sont connues depuis longtemps. On leur avait donné les noms les plus divers. FLEMMING (1882) les avait appelées « *Netzknoten* » et cette appellation prudente, parce que ne préjugant pas de leur rôle éventuel, aurait dû leur rester si, précisément, on n'était pas parvenu à élucider la question de leur devenir au cours de la mitose. Plus tard AUERBACH (1891) les nomma « nucléoles cyanophiles », puis ROSEN (1892) « pseudo-nucléoles », ZACHARIAS enfin (1895) « *Nebennukleolen* » — nucléoles accessoires —. Tous les auteurs, en effet, pensaient qu'ils avaient affaire là à des nucléoles plus petits que les véritables nucléoles et dont le rôle était aussi obscur que celui de ces derniers. Bientôt ROSENBERG (1904) leur attribue une nature tout autre et aussi une importance plus grande. Il les désigne sous le nom de *prochromosomes*. Il pensait alors que leur nombre, égal à celui des chromosomes de la même plante, permettait de les envisager comme

les précurseurs de ceux-ci. Son exemple *Capsella Bursa Pastoris*, où $2n = 32$, était assez mal choisi pour entraîner la conviction, en raison même de ce nombre élevé. Néanmoins il fut suivi dans cette voie et de nombreux auteurs acceptèrent son interprétation : J.-B. OVERTON (1905, 1909) pour *Thalictrum*, *Helleborus*, etc..., MIYAKE (1905) pour *Galtonia*, STOUT (1912) pour *Carex*, et nous ne citons ici que les principaux. Le terme de *chromocentres* enfin fut adopté par BACCARINI (1908) dans le sens même, d'ailleurs, que ROSENBERG avait proposé pour celui de prochromosomes.

A LUNDEGARDH était réservé de réviser, en 1910, puis encore en 1912, toute cette question. Il a tenté d'y apporter quelque lumière, mais il faut bien reconnaître que si sa critique des idées de ROSENBERG touchant la numération des « prochromosomes » et des chromosomes est fondée, ses dessins ne sauraient entraîner la conviction. LUNDEGARDH a figuré d'une manière que l'on reconnaîtra facilement fantaisiste des structures de noyaux au repos (1912, fig. 4 et 7 par exemple) et notamment ce qu'il appelle d'une dénomination nouvelle, des « caryosomes ».

Ses recherches l'ont conduit à admettre quatre types différents de structure nucléaire. Toute plante se rapporterait à un quelconque d'entre eux :

- 1° Type *Fritillaria-Allium* (noyaux sans caryosomes),
- 2° Type *Vicia* (noyaux structurés et à nombre de caryosomes variable),
- 3° Type *Capsella-Cucurbita* (noyaux structurés et à nombre de caryosomes égalant celui des chromosomes),
- 4° Type *Drosera* (structure spéciale du type de celui des tentacules de *Drosera*).

L'énumération qu'on vient de faire permet de voir que tous les auteurs qui se sont occupés de cette question, malgré la diversité des expressions, ont pensé qu'ils avaient plutôt affaire, dans ces formations, à des chromosomes entiers ayant persisté après la télophase. C'est là une erreur sur laquelle il convient de s'arrêter.

Nous avons déjà exposé récemment qu'une telle confusion ne se serait pas produite si les auteurs avaient fourni de chaque terme une définition. Il semble, en effet, que l'on puisse admettre d'une façon générale l'existence de deux formations différentes auxquelles on peut donner les noms anciens de « prochromosomes » et de « chromocentres ». Avec ROSENBERG nous admettrons que dans le cas étudié par lui de *Capsella Bursa Pastoris* ou de *Crepis virens* il s'agit bien de prochromo-

somes parce que là, tout comme dans le cas de la Courge citée plus haut, les granulations fortement chromatiques que l'on peut voir placées à la périphérie du noyau, contre la membrane, ne sont autre chose que de véritables chromosomes ayant persisté, sans s'être alvéolisés, au cours d'une précédente mitose. Ces granules, d'ailleurs, nous les verrons évoluer (Chapitre IV, p. 24) pour donner, sans autre modification, les chromosomes prophasiques quand, à nouveau, le noyau entrera en cinèse. Nous avons dit que l'exemple de *Capsella* était peu convainquant en raison du nombre élevé de chromosomes, pareillement celui des *Carex* étudiés par STOUT.

En effet, il est assez difficile, dans une même coupe, de pouvoir dénombrer toujours avec certitude 32 ou 74 chromosomes. Il en va de même pour une grande quantité d'exemples analogues. Aussi n'est-ce pas sur la coïncidence du nombre des chromosomes et des prochromosomes qu'il faut se baser, mais bien plutôt sur leur devenir (1). Parfois, cependant, le chiffre relativement peu élevé de ces formations permet encore une numération certaine. C'était le cas du *Crepis* pour ROSENBERG ; c'est, tout récemment, celui de *Capparis* étudié par SCHILLER (1928), qui a pu compter 12 *Dauerchromosomen* (2) et qui a suivi leur évolution sur laquelle nous insisterons ultérieurement (Chapitre IV, page 24).

D'autre part, nous reprendrons l'expression de BACCARINI et nous appellerons les granules chromatiques épars sur le réticulum, tels que nous les avons vus exister chez le *Cedrus*, par exemple, des chromocentres. Il ne s'agit cette fois que de fragments de chromosomes qui, au cours de la prophase, s'intégreront dans les chromosomes nouvellement formés, après avoir joué le rôle de centres de concentration de la chromatine. Il n'est plus question, cette fois, de les dénombrer ; leur numération ne saurait donner d'indication sur leur nature ; là aussi leur devenir est le meilleur critérium.

Si l'on admet ces deux définitions caractérisant deux formations nettement distinctes et par leur aspect morphologique — car, en effet, si les prochromosomes offrent toujours une forme plus ou moins sphé-

(1) Cette question de la concordance entre les deux valeurs ne pourra être tranchée qu'à la suite de l'observation d'un très grand nombre de cas. Une autre notion appuie l'interprétation que nous avançons ici à titre de première approximation et dont nous soulignons qu'elle n'a encore, dans notre esprit, que la valeur d'une hypothèse très plausible et sur le point de prendre rang de certitude ; il s'agit, en l'espèce, de la conformité de taille, très frappante et très constante, entre « prochromosomes » et chromosomes définitifs, tels qu'on les rencontre aux divers stades.

(2) SCHILLER note également, comme nous l'avons fait remarquer personnellement déjà (EICHORN, 1930), que les *Dauerchromosomen* pouvaient être décelés dans les noyaux de tous les tissus et non pas seulement dans ceux des méristèmes.

rique ou ovoïde, les chromocentres, par contre, ont aussi bien la forme de plaquettes, aux contours irréguliers, que n'offrent jamais les premiers — et par leur rôle, on pourra facilement comprendre les deux types de structure nucléaire que nous avons admis. Nous avons dit, en effet, qu'il pouvait exister à la fois des noyaux homogènes et des noyaux structurés. Les premiers s'expliquent par l'existence, à leur intérieur, exclusivement de prochromosomes ; ceux-ci, placés à la périphérie du noyau, ne sont que peu ou pas visibles sur le vivant et leur faible visibilité est cause de l'apparence homogène du noyau qui les renferme. Néanmoins l'action des liquides fixateurs permet de les déceler. On ne saurait s'étonner de leur quasi-invisibilité si on se les représente, tels qu'ils le sont, accolés à la membrane et plus ou moins étirés le long d'elle. Enfin leur faible réfringence peut faire qu'ils passent inaperçus.

Quant aux noyaux structurés, ils apparaissent ainsi grâce à la présence d'un réseau remplissant toute la cavité nucléaire et porteur en outre, dans certains cas, d'un plus ou moins grand nombre de chromocentres.

De la sorte on voit que les cas prévus par LUNDEGARDH se ramènent à deux seulement, qu'il faut d'ailleurs légèrement modifier si l'on veut reprendre sa classification. Ce sont, d'une part :

Le type *Capsella-Cucurbita* dans lequel les prochromosomes sont égaux et équivalents aux chromosomes et où les noyaux apparaissent homogènes (Planche I, fig. 9 et 13 ; Planche III, fig. 16) ;

Et, d'autre part :

Le type *Pinus-Vicia*, auquel se rattachent les végétaux porteurs d'un nombre plus ou moins élevé de chromocentres (quelques-uns chez les Angiospermes, un nombre considérable chez les Gymnospermes), et tous ceux présentant un réseau. C'est, autrement dit, le type des noyaux structurés (Planche I, fig. 7, 8, 11 et 12).

La distinction que nous venons d'établir entre noyaux homogènes et noyaux structurés, nous amène à une autre considération. On remarquera, en effet, que partout où l'on rencontre des prochromosomes on a affaire logiquement à des noyaux qui donneront ultérieurement de petits chromosomes, tandis que, dans l'autre cas, du fait de la participation à la formation des chromosomes d'un réseau et, éventuellement, des chromocentres dont ce dernier est porteur, partant d'une grande quantité de chromatine, il s'agira toujours soit de moyens, soit de longs chromosomes. L'expérience le prouve suffisamment : au

premier type se rapportent aussi bien la Courge que la Pomme de terre, le Melon, le Ricin, la Douce amère, l'Iris faux-Acore, etc..., alors qu'au second il semble bien qu'il faille rapporter, outre un certain nombre d'Angiospermes, toutes les Gymnospermes, et, parmi les Cryptogames vasculaires, les *Equisetum*, que nous avons seuls étudiés. Le cas des Gymnospermes est même particulièrement curieux à cet égard. Nulle part, en effet, chez les Angiospermes, on ne rencontre une aussi grande abondance de chromocentres et nulle part on ne peut si bien suivre leur participation à la formation des chromosomes au début de la prophase que chez ces végétaux : c'est ce que nous allons montrer dans le chapitre suivant.

Ajoutons à propos des Gymnospermes qu'ils présentent une caractéristique très constante, qui est d'offrir toutes des images, tant de noyaux en interphase ou quiescents que d'évolution nucléaire, absolument identiques, de telle sorte que la description d'un seul exemple suffirait à faire connaître la manière d'être du groupe tout entier. Le *Ginkgo biloba*, qui sera étudié ultérieurement, fait seule exception. Nulle part ailleurs, chez les Angiospermes, on ne rencontre une similitude aussi grande et s'il est possible, comme on le verra, de comparer les images fournies par des objets divers de ce groupe, on ne saurait dire qu'il y a identité. La taille et différents caractères distinctifs des chromosomes (longueur, épaisseur, présence de constriction, satellites) peuvent, en effet, être discernés chez ces exemples.

Chez les Gymnospermes, l'identité, si l'on peut employer ce terme, est absolue.

CHAPITRE IV

PROPHASE

Les divers stades entre lesquels on a réparti le cycle évolutif du noyau ont naturellement, comme toute classification, quelque chose d'arbitraire. En effet, il est assez difficile de faire entre eux une démarcation très nette et l'on est fort embarrassé d'en donner une définition précise.

Où commence la prophase ? On a accoutumé de caractériser ce stade par le regroupement des chromosomes ou leur redifférenciation, la disparition de la membrane et des nucléoles, l'apparition du fuseau. Mais on le verra, ni l'un ni l'autre de ces critères ne suffit, ni l'un ni l'autre ne constitue même un phénomène crucial. Une dernière caractéristique intervient enfin qui permettrait, à première vue, de dire que l'on a affaire à une image prophasique : il s'agit du clivage chromosomique. A vrai dire, ce dernier caractère n'était pas un des moins importants parmi ceux que l'on faisait entrer en ligne de compte. Il n'avait pas été, d'ailleurs, admis primitivement par tout le monde, car il impliquait une théorie de la scission du chromosome et une opinion sur le moment où elle se produisait.

Plusieurs hypothèses avaient été soutenues à ce sujet. Il est utile de les rappeler brièvement pour saisir l'intérêt du phénomène que l'on décrira en traitant de la mitose des Gymnospermes.

On avait envisagé tout d'abord que le clivage des chromosomes ne s'opérerait qu'à la métaphase et c'est par ce stade que l'on avait coutume — cette habitude a d'ailleurs été conservée par quelques auteurs modernes — de commencer toute description de la cinèse. Mais on en arriva vite à faire débiter la division des chromosomes à un stade toujours plus précoce et l'on est d'accord, actuellement, pour admettre que le clivage est un phénomène prophasique. Encore faut-il faire ici des distinctions : pour ne citer que des auteurs récents on peut considérer que pour DE LITARDIÈRE, comme pour MARTENS, ou SHARP, par exemple, le clivage est un phénomène à proprement parler prophasique. Ils ne considèrent, en effet, comme réel clivage que la formation de « boutonnières » dans le chromosome définitivement constitué à la

prophase. D'autres auteurs, par contre, c'était l'avis de LUNDEGARDH (1912), c'était aussi celui de FRISENDAHL (1912) pour *Myricaria*, de REED (1914) pour l'*Allium*, de CARRUTHERS (1921) pour *Hyacinthus*, de SARBADHIKARI (1924) pour *Doodia*, voient dans l'alvéolisation généralement décrite à la télophase, et même à l'anaphase, le clivage véritable qui, estompé par la suite, réapparaît et se marque distinctement à la prophase.

Comme on le voit, ici encore, les avis sont loin d'être unanimes. On sait, d'autre part, qu'ils sont plus partagés encore, s'il est possible, en ce qui concerne la formation des chromosomes prophasiques. De fait, de tous les stades de l'évolution nucléaire, la prophase est celui qui paraît le plus délicat à interpréter. On ne saurait s'étonner de la diversité des théories émises quand on considère les difficultés que l'on rencontre lorsque l'on cherche à obtenir des figures nettes du regroupement des chromosomes.

Faut-il rappeler, en nous bornant aux objets pourvus de longs chromosomes, que l'on avait voulu voir dans les chromosomes prophasiques une structure double résultant de l'alvéolisation télophasique précédente ? C'était là la suite logique de l'idée exposée plus haut sur le clivage télophasique, et la dualité, qu'a toujours défendue LUNDEGARDH, n'a pas d'autre origine. M^{lle} BONNEVIE avait une conception tout autre ; elle pensait déceler, à la prophase, des filaments disposés en spirale, résultant, d'ailleurs, d'une formation spiralée réalisée à la télophase et chacune de ces spirales représentait pour elle un chromosome. Une opinion que l'on peut qualifier d'extrême est celle exprimée par DELLA VALLE, et qui est celle de la néoformation des chromosomes par précipitation (1). La manière de voir la plus répandue enfin est celle autrefois exprimée par GRÉGOIRE, reprise par SHARP, du moins dans son premier travail sur *Vicia*, partagée à nouveau par DE LITARDIÈRE récemment et suivant laquelle les chromosomes prophasiques proviendraient de filaments spiralés (entendus ici dans un autre sens que celui admis par M^{lle} BONNEVIE) issus directement du réseau.

La multiplicité des vues montre bien que l'on n'a pas affaire ici à des phénomènes simples et c'est bien la prophase qui, de tous les stades, illustre le mieux la conception de MANGENOT lorsqu'il écrit : « la caryocinèse ne présente peut-être pas chez tous les végétaux une évolution rigoureusement identique ; son cycle est peut-être soumis à

(1) SPEK paraît se rallier aux idées de DELLA VALLE. Il admet que le noyau est « mikroskopisch homogen », ce qui n'explique pas très clairement sa pensée.

certaines variations... Il convient donc de ne pas généraliser trop hâtivement des résultats dont l'incontestable certitude n'exclut pas qu'ils concernent seulement un nombre assez limité de formes végétales ».

Cas des noyaux homogènes. — Si nous n'avons envisagé dans tout ce qui précède que les noyaux devant fournir de longs chromosomes, il est un autre cas qui doit tout spécialement retenir l'attention : c'est celui des exemples chez lesquels on rencontre des prochromosomes. Si nous opposons ainsi l'un à l'autre les deux types, c'est qu'il nous paraît qu'ils sont tout à fait caractéristiques, et loin de penser que l'on doive admettre pour chaque plante un mode différent de division du noyau, il semble bien que l'on puisse ramener chacun des cas à l'un de ces deux types.

Celui des noyaux à prochromosomes persistants, et donc à chromosomes petits, a déjà été décrit autrefois. Il vient de l'être encore récemment par DE LITARDIÈRE chez les *Filicinées*. Plus récemment encore SCHILLER a suivi leur évolution chez *Capparis* et ils ont été l'objet d'une étude de la part de HEITZ, puis de KUHN. SCHILLER est partisan de la persistance dans le noyau en interphase des prochromosomes : il admet que ceux-ci évoluent directement en chromosomes au stade que nous envisageons et y subissent une division transversale. KUHN, par contre, pense que si on peut suivre un certain temps les prochromosomes dans le noyau en interphase, il arrive un moment où ils disparaissent et l'on se trouve alors en présence d'un noyau parfaitement homogène. Cette manière de voir a été discutée ailleurs (EICHHORN, 1930), on n'en retiendra ici que la conclusion : à savoir que ce que KUHN appelle prochromosomes ne peut être désigné de ce nom, car il identifie ces formations à des fragments de chromosomes non complètement disparus à la télophase. On a vu précédemment que telle n'était pas leur origine. De plus, l'interprétation qu'il donne de la formation à la prophase des nouveaux chromosomes ne saurait être acceptée : il estime, en effet, que ceux-ci réapparaissent *de novo* dans le noyau homogène sous forme de longs filaments minces. Ces filaments nous ne les avons jamais vus apparaître à ce stade dans les objets à petits chromosomes. Nous avons constaté, au contraire, en étudiant le noyau quiescent, que les prochromosomes étaient des formations nettement persistantes que l'on pouvait suivre jusque dans le noyau au repos. Cette conclusion est la même que celle à laquelle ont abouti DE LITARDIÈRE, par exemple, pour son troisième mode de division caryocinétique chez les *Filicinées*, ou SCHILLER chez *Capparis*. En effet, quel que soit l'exemple

envisagé, qu'il s'agisse du *Solanum tuberosum*, de l'*Iris pseudo-acorus*, de *Phaseolus*, du Melon, de la Courge, etc..., on voit toujours que la prophase se marque par une augmentation de la chromaticité des prochromosomes toujours situés, au début, à la périphérie du noyau. L'évolution ultérieure est simple, ces corpuscules quittent la membrane pour émigrer vers le centre du noyau, et venir se grouper, côte à côte en une ligne constituant une véritable plaque équatoriale. On les retrouvera ainsi disposés à la métaphase (Planche III, fig. 16 et 17).

Cas des noyaux pourvus d'un réticulum. — Si, comparativement, on envisage l'évolution des noyaux porteurs d'un réseau (1), on constate que les phénomènes sont loin d'être aussi simples. Disons tout de suite que nous nous rallions à la première interprétation de SHARP, mais deux cas sont alors à considérer : d'une part celui des végétaux dont le réseau ne présente pas de chromocentres ou n'en porte que quelques-uns et, d'autre part, celui des Gymnospermes.

Angiospermes. — L'exemple typique illustrant le premier cas peut être emprunté ou bien à *Vicia Faba* ou encore à l'*Allium Cepa* ou enfin à la Jacinthe ; chez cette dernière, où le clivage prophasique est particulièrement net, on assiste à la rupture du réseau qui fournit ainsi une série de filaments, d'abord très ténus, dont on peut parfois, mais non toujours, distinguer les deux extrémités libres et nettement séparées. Leur parcours est très sinueux et leur épaisseur n'est pas uniforme. Ils présentent des portions plus émincées que d'autres, mais ils ne tardent pas à aller en s'épaississant, par suite de leur raccourcissement. Bientôt apparaissent, de place en place, à l'intérieur de ce filament, devenu assez épais, des boutonnières. Celles-ci, de plus en plus nombreuses et très rapprochées, vont bientôt donner aux chromosomes, — par suite de leur dilatation qui fait s'écarter l'un de l'autre les deux filaments latéraux de telle sorte que les « vacuoles » occupent presque toute la largeur de la bande, — l'aspect d'une échelle, dont les échelons comme les montants, auraient sensiblement la même épaisseur. A ce moment il y a scission des travées et on a alors deux éléments distincts à contours lisses. Ceux-ci présentent le caractère assez curieux, et général dans le cas se rapportant à ce type, de s'enrouler l'un autour de l'autre pour former une sorte de tresse ou de cordage. Le clivage, par suite, n'est plus toujours très apparent (cf. Planche I, fig. 14 à 18).

(1) On trouvera, au Chapitre VII, l'étude du cycle évolutif du chromosome somatique chez les *Equisetum*. Il nous a paru plus intéressant de l'exposer à cette place en raison des problèmes qu'il pose et que nous abordons. D'autre part, en raison de la particularité que présente le *Ginkgo biloba* de posséder un satellite, nous envisagerons le cycle de la mitose, chez ce végétal, au Chapitre VIII.

Gymnospermes. — L'autre cas est celui rencontré chez les Gymnospermes qui possèdent une quantité considérable de chromocentres. Ceux-ci, lors de la division du réseau en un certain nombre de fragments, forment des sortes de renflements plus ou moins rapprochés sur les filaments minces. Il s'opère, à ce moment, une répartition de la chromatine, de telle façon que l'on a finalement affaire à un filament uniforme et *homogène* dont chacun représente un chromosome. On voit, par ce second exemple, que l'on ne peut pas assigner au clivage un moment d'apparition à un stade déterminé de la mitose. Si l'on peut admettre que ce clivage a lieu à la prophase chez un grand nombre de végétaux, tout un groupe (les Gymnospermes) fait exception à cette règle et il semble que l'on ait là, avec l'existence des chromocentres, deux caractères distinctifs de ce grand groupe végétal. Ce qui tend à nous le faire admettre davantage est l'étude des phénomènes prophasiques chez le *Ginkgo biloba* (pour la prophase des Gymnospermes. cf. Planche II, fig. 7 à 13).

Cas du *Ginkgo biloba*. — Cette fois le noyau ne présente pas de chromocentres et la différenciation des chromosomes a lieu de la même façon que chez les Angiospermes à longs chromosomes, par le stade dit de filaments minces, avec apparition d'un clivage des plus nets. Cette exception présentée par le *Ginkgo* est des plus intéressantes. Nous verrons par la suite que cette plante, particulière à tant d'égards, ne se distingue pas seulement par les caractères que nous venons d'indiquer des autres Gymnospermes, mais se rapproche également des Angiospermes par la possession d'un satellite que ne présentent pas les autres plantes de son groupe (cf. Planche III, fig. 6 à 11).

Nous n'étudierons pas ici la structure du chromosome à laquelle nous consacrerons un chapitre particulier. Nous envisagerons également dans un chapitre ultérieur les idées actuelles sur le rapport entre nucléoles et chromosomes, question qui se pose plus particulièrement au sujet de la prophase, il est vrai. Nous signalerons ici un point particulier ayant trait à la formation du spirème.

La question du spirème. — On admettait autrefois, d'une façon générale, l'existence d'un spirème prophasique. On s'étonne de la voir traitée encore dans un ouvrage aussi moderne que celui de WILSON, en tout cas dans aucune de nos préparations nous ne l'avons décelée. Néanmoins, il n'est pas difficile de le faire apparaître ; il suffit pour

cela, comme nous l'avons indiqué au Chapitre I, d'utiliser certains fixateurs où il entre une forte dose d'acide acétique. On réalise ainsi l'aboutement des chromosomes qui, si l'on utilise les fixateurs que nous considérons comme non nocifs, sont très nettement distincts les uns des autres (Planche I, fig. 2).

Disposition des chromosomes prophasiques. — Nous dirons encore un mot ici de la disposition affectée par les chromosomes longs, tant au début de leur regroupement, qu'après leur différenciation définitive. On constate, en effet, si l'on se reporte aux figures (Planche II, fig. 10 et 12), que la fragmentation du réseau a bien suivi une direction définie de telle sorte que les chromosomes présentent une orientation très nette. Ils offrent l'aspect de boucles lorsqu'ils sont arqués, ou de *filaments sinueux* lorsqu'ils possèdent la forme en I. Dans le premier cas (*Hyacinthus* ou Gymnospermes) le coude se trouve situé tout contre la membrane et les deux branches se dirigent parallèlement vers l'autre partie du noyau ; dans le second cas (*Vicia*), les chromosomes sont tendus parallèlement d'un côté à l'autre du noyau. Les images ainsi fournies sont très régulières, elles rappellent celles déjà connues de la symétrie des nucléoles dans les noyaux en reconstitution plus spécialement, et que nous décrirons ultérieurement.

Cette disposition régulière n'a rien d'étonnant si l'on se souvient que les chromosomes se reforment aux dépens du réseau. Or, anticipant sur ce que nous dirons plus loin, il suffit de se représenter que celui-ci à son tour provient directement des chromosomes télophasiques, qui, eux aussi, se disposent d'une manière particulièrement régulière lors de ce que l'on a appelé le « tassement polaire » et qui rend bien compte, sinon des phénomènes intimes qui s'accomplissent à ce stade, à tout le moins de l'évolution à l'intérieur de la cavité nucléaire des chromosomes. Il est donc normal que, à la prophase, les chromosomes issus du réseau qui se découpe en bandes soient à leur tour orientés. Ils rappellent alors assez bien la disposition affectée ultérieurement par ceux dont ils dérivent. Nous constaterons d'ailleurs, à tous les instants de l'évolution nucléaire, une pareille symétrie dans la disposition des éléments du noyau, qu'il s'agisse des chromosomes, des nucléoles reconstitués ou des satellites.

CHAPITRE V

MÉTAPHASE

Ce stade de l'évolution nucléaire est de tous le moins critique. On y constate le groupement de l'ensemble des chromosomes au diamètre du noyau (du moins dans les mitoses somatiques, car dans les mitoses réductrices il y a souvent des chromosomes aberrants). On a donné à cette image le nom de plaque équatoriale qui ne lui convient que dans quelques cas, ceux où les chromosomes sont de petite taille et où leur ensemble réalise, effectivement, une plaque quand l'observation a lieu d'un des pôles (Planche III, fig. 19). Or c'est, au contraire, pour des objets à longs chromosomes que l'expression a été créée.

Si l'on compare les figures (Planche I, fig. 19 et Planche III, fig. 17), où sont représentées deux plaques équatoriales des deux types de noyaux que nous envisageons, en vue latérale, on saisit toute la différence. Nous reprendrons ici les trois exemples étudiés : végétaux possédant de petits chromosomes, plantes Angiospermes à chromosomes longs et Gymnospermes. La Courge, qui illustre excellemment le premier exemple, montre qu'il est assez difficile de se faire une idée exacte de la morphologie des chromosomes à ce stade. Sont-ils clivés ? Sans qu'on le puisse affirmer, certaines images suggèrent parfois l'idée de l'existence d'un clivage. Mais, de toute façon, on ne peut être précis sur l'instant auquel ce dernier se serait produit. On le voit réalisé tout à coup, sans que l'on puisse en suivre le mécanisme intime et on a alors deux lignes fortement chromatiques superposées qui, vues du pôle, offrent l'aspect de deux gâteaux plats. La division s'est opérée et chaque plaque, quittant l'équateur, émigre, en masse toujours très compacte, mais non pleinement homogène, — une vue polaire le démontre aisément —, en directions opposées (Planche III, fig. 17 à 19).

Chez les Angiospermes à longs chromosomes (et le *Ginkgo biloba* parmi les Gymnospermes) la séparation de ceux-ci peut être suivie dans le détail, elle a été étudiée depuis longtemps. Elle ne laisse aucun doute. Les chromosomes déjà clivés se placent sur une ligne côte à côte et les deux moitiés se séparent suivant la fente longitudinale que l'on a vu se former au stade précédent (Planche I, fig. 19 et Planche II, fig. 17).

Chez les Gymnospermes (Planche II, fig. 13 à 17), les chromosomes qui se disposent en plaque équatoriale sont toujours entiers. A en juger par le grand nombre d'images de ce genre qu'il nous a été donné de rencontrer, le clivage ne s'opère qu'assez tardivement ; on pourrait dire qu'il n'a lieu qu'au dernier moment. A partir de la fin de la métaphase, les Gymnospermes vont donc ressembler aux Angiospermes à longs chromosomes et leur évolution anaphasique pourra être confondue avec celle de ces végétaux.

On voit qu'à la métaphase la forme des chromosomes est très régulière. Ils sont, d'autre part, du moins quand le fixateur ne provoque pas leur agglomération, nettement distincts l'un de l'autre, sans aucune soudure et leur contour est parfaitement lisse.

C'est alors qu'on peut le mieux se rendre compte de leur taille respective ; c'est à ce moment aussi qu'il est possible de constater s'il en est de taille différente, si leur disposition affecte un ordre déterminé et toujours le même. Naturellement des recherches de cette nature ne sauraient s'effectuer que sur des chromosomes de grande taille (Gymnospermes par exemple), ou à tout le moins de taille moyenne (certaines Orges). Il est un cas de dissemblance évidente, celui où l'on a affaire à un équipement chromosomique constitué par des lots de chromosomes de longueur manifestement différente : cas d'*Ornithogalum pyrenaicum*, signalé récemment par SPRUMONT, entre autres. Il est beaucoup plus délicat de se livrer à une classification quand on a affaire à des chromosomes se ressemblant beaucoup. KAGAWA l'a tenté pour *Triticum*. Ses conclusions théoriques ne paraissent pas à l'abri de toute critique. Il est une autre caractéristique susceptible de venir en aide à l'observateur. Nous reviendrons plus loin (Chapitre IX) sur la structure des chromosomes. On sait que morphologiquement les différences résident soit en la présence de satellites, que l'on découvre depuis quelque temps être de plus en plus nombreux et fréquents chez les végétaux, soit en celle de constriction.

Si l'on envisage le cas du *Ginkgo biloba*, on constate l'existence chez cette Gymnosperme d'un satellite qui, bien que très petit, n'en est pas moins d'une grande netteté. Si l'on considère, d'autre part, l'équipement chromosomique de *Pinus Pinea* on voit qu'il existe souvent une constriction en un point d'un des chromosomes constituant cet équipement. Ce sont là des caractéristiques constantes et partout nous avons pu les retrouver. Nous avons, par contre, vainement cherché à contrôler les données de SHARP et de SHAKAMURA touchant la présence, chez *Vicia Faba*, de cinq paires de courts chromosomes (pour autant

que cette plante peut être réputée posséder des chromosomes courts) et d'une paire de longs. Pas davantage nous n'avons retrouvé, chez *Allium Cepa*, les constriction et satellites décrits par TAYLOR (1925), données sur lesquelles nous reviendrons ultérieurement (Chapitre VIII). Or, dans le cas où il nous a été possible de reconnaître des chromosomes spéciaux, jamais, ni pour le chromosome porteur de satellite chez *Ginkgo biloba*, ni pour celui présentant une constriction chez les *Pinus*, une disposition spéciale dans les figures métaphasiques ne leur est dévolue.

Sans doute serait-il intéressant, comme preuve de l'individualité des chromosomes, notion tant discutée, de retrouver un certain ordre présidant à l'arrangement de ces organites à l'intérieur des figures de division. Mais, nous le montrerons, d'autres arguments suffisent amplement à cette fin.

En conclusion, nous dirons que dans aucun cas, qu'il s'agisse des Gymnospermes (objets se prêtant admirablement à ce genre de recherches), ou des Angiospermes, nous n'avons rencontré dans les objets étudiés d'images permettant de pratiquer une répartition en plusieurs séries des chromosomes (en raison de leur taille principalement) ou, en se basant sur leurs caractères distinctifs, de dire que les chromosomes se regroupent toujours suivant une disposition constamment la même. Il semble bien, d'ailleurs, que les cas comparables à celui admis par exemple pour le *Najas major* par TSCHERNOYAROW sont de réelles exceptions.

LA QUESTION DU FUSEAU

On a coutume de décrire soit à la fin de la prophase, soit au cours de la métaphase, l'apparition des fibres fusoriales et des calottes polaires. On parle alors de l'attachement des chromosomes métaphasiques sur les dites fibres et l'on considère qu'il peut être soit terminal ou télomitique, soit atélomitique, auquel cas l'attachement a lieu en un point quelconque du chromosome. Tout ceci ne nous paraît pas répondre à la réalité et la critique de ces idées a été très bien faite par ROBYNS et par MARTENS entre autres, mais peut-être encore imparfaitement.

Sur le vivant (métaphase de la mitose réductrice de l'*Allium Cepa*, de l'*A. Porrum* et du *Vicia Faba*) et pas davantage sur préparation (tous les végétaux étudiés ici) nous n'avons pu mettre en évidence de fibre fusoriale. Les auteurs que nous venons de citer, avec quelques autres (BÉLAR, STRANGWAYS et CANTI, SEFRIZ), admettent qu'à défaut d'une

substance réellement différenciée en fibres ou lamelles, il en existe une, homogène, à laquelle ROBYNS donne le nom de substance fusoriale. SCHAEDE, par contre, parmi les chercheurs modernes, défend le point de vue ancien, basé, dit-il, sur des observations vitales. B. NEMEC (1927) pense également que « die Substanz der achromatischen Spindel eine reale Grundlage für die faserige Fixierung bringt ».

Une substance fusoriale homogène existe-t-elle bien ? C'est possible, mais expérimentalement il est difficile d'en apporter la preuve. Une seule raison, indirecte, milite en faveur de son existence ; elle réside, que l'on ait recours soit à l'observation vitale, soit à la méthode des fixations, dans l'impossibilité où l'on est de déceler, dans l'espace qu'elle occuperait, aucun composant cytoplasmique (chondriome). Les expériences de CHAMBERS à l'aide d'un microdissecteur viennent également à l'appui de cette idée. Mais qui dit « dissection » dit nécessairement : traumatisme et dont l'importance peut être difficilement évaluée.

Que le fuseau, tel qu'on le représente d'ordinaire, soit réellement un artefact, cela résulte de l'expérience très simple qui consiste à pratiquer des fixations nocives et des fixations qui ne le sont pas. A l'aide des premières on peut provoquer sans aucun échec l'apparition de fibres fusoriales, qui seront d'autant plus nettes que le fixateur aura été plus riche en acide ; avec les secondes on n'obtiendra jamais de fibres et la partie nucléaire occupée par celles-ci dans le cas précédent, demeure incolore et indifférenciée (Planche I, fig. 3 et Planche II, fig. 1).

Nous admettrons donc que l'apparition *provoquée* des fibres fusoriales est le résultat d'une action nocive des fixateurs. Ceci est tellement vrai que LEWIS a réalisé une expérience qui démontre à l'évidence la nature artificielle du fuseau. Dans des cultures de tissus on provoque l'apparition des fibres à volonté en acidifiant le milieu et leur disparition en le neutralisant. Les tissus subissent une légère atteinte de ce fait, mais qui ne cause toutefois pas leur mort.

Il ne nous paraît par conséquent pas indiqué de poser la question de savoir si les fibres fusoriales ont une origine intra- ou extra-nucléaire. S'il est exact qu'il existe une « substance fusoriale », elle doit être d'origine intra-nucléaire et correspondre à l'enchylène dont le sort n'est pas élucidé.

L'hypothèse que l'on a envisagée d'autre part et suivant laquelle les chromosomes participeraient *pro parte*, par l'extrusion d'une portion de leur substance, à la formation du fuseau, peut être écartée directement si l'on se reporte au cas des petits chromosomes qui par-

courent, sans aucune modification morphologique, tout le cycle de leur évolution.

Pas davantage nous ne rechercherons quel est le mode d'attachement des chromosomes aux fibres fusoriales dans les objets que nous avons étudiés. Nous admettrons que l'on ne peut, en se basant soit sur les résultats de l'observation vitale, soit sur ceux d'une bonne fixation, déceler de différenciation rappelant les fibres fusoriales si souvent décrites. Notre ignorance est pareillement complète en ce qui concerne la cause et le mode d'émigration des chromosomes vers les pôles, comme on les voit le faire à l'anaphase.

CHAPITRE VI

ANAPHASE ET TÉLOPHASE

ENCHYLÈME NUCLÉAIRE

A. — ANAPHASE

Lors de l'émigration aux pôles il est à peu près impossible de suivre le devenir des chromosomes de petite taille. On ne voit alors qu'une sorte de ligne, fortement chromatique, présentant de rares solutions de continuité. En vue polaire l'aspect n'est pas différent de celui que l'on rencontre à la métaphase. Toutefois, les sortes d'alvéoles ou nids d'abeilles de cet amas en gâteau sont un peu plus larges ; c'est le passage progressif à la distension maximale que l'on rencontre à la télophase (Planche III, fig. 22).

D'ailleurs, si l'on ne peut constater aucune transformation dans ce cas, il en va de même dans celui des chromosomes longs. Ceux-ci, en émigrant, ne subissent aucune modification interne et conservent l'apparence qu'ils ont acquise au stade précédent. Ils sont parfaitement distincts, bien que par place légèrement accolés l'un à l'autre, mais une coupe transversale montre qu'il ne s'agit là que d'une simple juxtaposition. Ce sont des chromosomes non alvéolés qui émigrent vers chaque pôle. Comment cette montée a-t-elle lieu ? On ne saurait en aucun cas faire intervenir l'action du fuseau, puisque aussi bien nous avons admis sa nature artificielle. Il est, de plus, assez difficile de le faire apparaître à ce moment. On n'y parvient même pas toujours à l'aide des fixateurs nocifs. A plus forte raison ne le rencontre-t-on jamais quand il s'agit d'une bonne fixation (Planche II, fig. 1).

Il n'est pas davantage visible dans les images de la télophase.

B. — TÉLOPHASE

A ce dernier stade les deux lots de chromosomes-fils ont atteint le terme de leur acheminement vers les pôles. Les transformations qu'ils connaissent alors vont rappeler — mais en sens inverse — les phénomènes rencontrés au début de la prophase. A nouveau, les trois cas connus déjà demandent à être envisagés séparément :

a. Cas des petits chromosomes. — Les plaques (car depuis la métaphase l'aspect n'a pas changé et l'on a toujours affaire aux mêmes formations qui se sont simplement déplacées) perdent de leur homogénéité, les chromosomes petit à petit se séparent de l'ensemble plus ou moins compact dans lequel ils étaient tous englobés et recouvrent une nouvelle individualité. Ils vont passer tels quels à la période de repos sans subir autre chose qu'un écartement. Ils sont rejetés à la périphérie du nouveau noyau dont la membrane se reforme et vont s'accoler à elle, cependant qu'il apparaît dans la cavité nucléaire deux à trois petits nucléoles placés symétriquement le plus souvent, dans chaque noyau-fils, les uns par rapport aux autres. De la sorte on voit qu'un noyau quiescent — tel qu'il a été décrit précédemment — est reformé, avec cette seule différence qu'il est légèrement plus petit en télophase et qu'il ne renferme pas un gros nucléole unique, mais plusieurs petits. Nous verrons au chapitre suivant l'intérêt qu'il convient d'attacher à la réapparition de ces nucléoles en petit nombre. Ce noyau de néoformation n'a plus qu'à s'accroître, ce qu'il fera en passant soit à l'état de repos définitif, soit en interphase (Planche III, fig. 22 à 24 ; Planche IV, fig. 1 et 2).

b. Cas des Angiospermes à longs chromosomes. — Les choses ne sont pas aussi simples dans le deuxième exemple que nous envisagerons. Il s'agit alors de la reconstitution du réseau tel que l'on peut le rencontrer dans le noyau quiescent. Ce réseau, ce sont les chromosomes qui vont le fournir par un phénomène décrit depuis longtemps : l'alvéolisation, qu'il ne faut pas confondre avec le clivage prophasique car il n'est manifestement pas de même nature. Le corps même du chromosome, en effet, n'est pas attaqué, il n'y a pas formation d'une ligne centrale de boutonnières, comme celles réalisées à la prophase dans le cas de ces végétaux. On ne saurait donc voir dans l'ensemble des transformations subies par le chromosome télophasique le début des phénomènes prophasiques. De fait, c'est par la périphérie que l'élément chromosomique est en quelque sorte érodé ; des indentations se dessinent qui contrastent avec l'aspect rectiligne et lisse que l'on avait constaté jusqu'ici. Le mécanisme de ces modifications profondes qui, allant s'accroissant, finiront par faire prendre aux chromosomes la forme filamenteuse réticulée caractéristique du noyau quiescent, nous est totalement inconnu. De la sorte, chaque chromosome, dès l'abord parfaitement distinct du voisin (l'expression de « tassement polaire », en effet, ne correspond pas à la réalité car il n'y a pas fusion des chro-

mosomes entiers, que seul l'emploi de fixateurs nocifs avait pu faire admettre comme réel et caractéristique de ce stade), s'amincit progressivement et par l'émission mécanique de sortes de pseudopodes **va** prendre contact avec les mêmes protubérances effilées des chromosomes voisins (Planche II, fig. 1 à 5 *a*).

Le réseau ainsi reconstitué provient, par conséquent, directement des chromosomes qui n'ont plus subi, à partir de la télophase, de translation. Rien d'étonnant à ce que, par la suite, lors d'une nouvelle mitose, on voie réapparaître des chromosomes parfaitement orientés, tous placés parallèlement les uns aux autres ; ils proviennent des chromosomes dont nous venons de suivre le passage à l'état de repos. Cet ultime résultat montre bien qu'il ne se produit jamais une dissolution de ces éléments. Déjà l'évolution des types à petits chromosomes, envisagée précédemment, conduisait à la même interprétation. Elle était peut-être, en un certain sens, plus démonstrative, puisque l'on parvenait à suivre dans l'interphase les chromosomes que l'on avait vu parcourir leur cycle cinétique. Néanmoins, on peut considérer que l'exemple des chromosomes longs apporte une démonstration qui, pour être d'un autre ordre, n'en est pas moins fort valable. Il indique qu'il n'est point nécessaire, pour qu'ils gardent leur individualité, que les chromosomes persistent tels quels. Cette individualité macroscopique en quelque sorte (chromosomes pérennants) peut n'être pas toujours réalisée (réseau, sans prochromosomes). Nous allons voir qu'il existe un cas que l'on pourrait considérer comme intermédiaire.

c. Cas des Gymnospermes. — Tout comme chez l'Oignon, la Jacinthe ou le *Vicia*, ce sont, cette fois encore, des chromosomes entiers qui parviennent aux pôles. Ils n'ont subi aucune transformation interne et c'est même le moment auquel on peut le mieux les étudier morphologiquement. Ils ne sont pas davantage tassés, ni confondus. Ils vont manifester, parvenus au terme de leur ascension, les mêmes modifications que celles étudiées dans les objets précédents. Le grand nombre d'images de début de télophase rencontrées tend à faire penser que les chromosomes demeurent ainsi un assez long temps avant que de poursuivre leur évolution dernière. Celle-ci va mener à la reconstitution d'un réseau sur les trabécules duquel se trouveront placés de nombreux chromocentres. Le chromosome est attaqué par l'extérieur, il est creusé petit à petit ; mais, par places, son amincissement ne se poursuit pas jusqu'à l'obtention de fins tractus : des fragments entiers sont respectés qui passeront tels quels à l'état de repos. Bientôt, à

un moment qui ne saurait être précisé et qui est plus ou moins tardif, deux ou trois nucléoles symétriquement disposés dans les deux noyaux-fils réapparaissent (Planche II, fig. 18 ; Planche III, fig. 1 à 5).

Il faut insister sur ce fait qu'alors le réseau néo-formé occupe toute la cavité nucléaire et qu'autour des nucléoles on ne peut distinguer aucune auréole ; ils sont en contact étroit avec le réseau et, ne serait-ce leur taille beaucoup plus grande, on les pourrait confondre avec les chromocentres.

Plusieurs faits se dégagent donc de l'étude de cette dernière phase de l'évolution nucléaire. Le plus saillant de tous est sans conteste celui de la persistance, sous une forme ou sous une autre, des chromosomes. Nous verrons son importance ultérieurement. Ajoutons à cela que le cas des chromosomes de petite taille fait ressortir qu'il n'y a pas nécessairement alvéolisation à la télophase, en admettant même que l'on puisse donner cette interprétation aux phénomènes de dissociation chromosomique que l'on observe à cet instant. C'est là un nouvel argument à faire valoir contre la théorie des partisans du clivage télophasique. Il montre combien il est difficile d'assigner un moment déterminé à l'apparition du clivage et l'exemple des Gymnospermes n'est pas, nous le dirons, pour simplifier les choses.

Il ne reste plus maintenant qu'à noter la réapparition de la membrane cellulaire pour compléter le cycle de la mitose somatique. Cette membrane semble bien n'être pas le résultat d'une juxtaposition de particules ténues mais bien plutôt celui d'une sorte de précipitation se produisant sur l'ensemble de la ligne médiane devant délimiter les deux cellules-filles, simultanément, avant que les chromosomes n'aient entièrement achevé leur passage à l'état de repos.

La réapparition de la membrane, postérieure à celle des nucléoles naturellement, nous amène à envisager le sort de l'enchylème nucléaire au cours de la mitose.

C. — ENCHYLÈME NUCLÉAIRE

Si l'on s'adresse au noyau quiescent, on voit que le suc nucléaire existe en plus ou moins grande quantité suivant qu'il s'agit d'objets possédant ou ne possédant pas un réticulum. De toute manière, la caryolympe et le réseau sont deux formations distinctes et il n'y a

entre eux aucune compénétration (1). A ce moment il est assez difficile de se faire une idée sur sa viscosité et l'on ne sait rien de son rôle. Faut-il au début de la prophase, alors que parfois la membrane nucléaire n'a point encore disparu, lui attribuer une action dans l'apparition du clivage ? Peut-être, à condition de ne pas la comprendre, ainsi que le fait ROBYNS, comme le résultat d'une émission de la part des chromosomes qui, par suite du dépôt qui s'opère alors entre eux, se trouvent écartés les uns des autres. On ne saurait non plus établir une généralisation à ce propos, puisqu'il ne s'agit pas là d'un phénomène constant, nous l'avons vu.

Les chromosomes une fois différenciés et la membrane nucléaire désagrégée, il semble bien que l'enchyème fournisse alors ce que l'on a appelé la « substance achromatique ». Celle-ci, indépendamment des hypothèses que l'on peut faire sur son intervention éventuelle dans le transport mécanique des chromosomes-fils, paraît bien avoir une certaine consistance. Les expériences de CHAMBERS le prouvent et même si l'on pousse à l'extrême le scepticisme à leur égard et que l'on admette que la dissection cause au noyau une injure telle qu'elle seule suffise à provoquer un changement dans l'état physique du suc nucléaire dans le sens d'une plus forte viscosité, l'observation rappelée plus haut de la non pénétration de cette zone par aucun élément du chondriome le démontre suffisamment. En tout état de cause on ne saurait dire s'il y a eu déshydratation, ce que l'on peut considérer toutefois comme vraisemblable.

Au moment du regroupement des chromosomes, tandis que se dessine la membrane de la jeune cellule, il faudrait admettre une nouvelle hydratation aux dépens du protoplasma (ou mieux peut-être des vacuoles) car on ne peut en effet supposer, conformément à la pensée de plusieurs auteurs, qu'il y ait sécrétion de suc nucléaire par les chromosomes télophasiques (TISCHLER, etc...) (2). Cette manière de voir n'est pas valable pour les objets à petits chromosomes qui ne subissent à ce stade aucune transformation. Aussi bien croyons-nous que le suc nucléaire ne joue pas le rôle compliqué qu'on lui a attribué. Si l'on revient sur l'exemple que nous venons précisément de rappeler, on

(1) On pourrait, si l'on voulait user d'une image et d'une comparaison, les rapprocher, toute proportion gardée, du liquide vacuolaire et des précipités dont on peut provoquer l'apparition au sein de celui-ci.

(2) Cette hypothèse en entraîne une autre qui, d'ailleurs, la conditionne. C'est celle admise par TISCHLER, à tort selon nous, de l'émission dans le cytoplasma de la caryolymphe au moment de la prophase. Or, on sait que s'il est possible de penser à une déshydratation, on ne peut songer à autre chose puisque l'on voit persister entre les deux figures de division une forte partie au moins de l'enchyème nucléaire.

constate que dans le cours de la mitose il n'y a pas lieu de le faire intervenir et que même il n'y aurait pas possibilité de le faire entrer en jeu.

Il faut pareillement être très prudent au sujet de son rôle dans les objets à longs chromosomes. Il semble que, d'une façon générale, on ne puisse lui assigner aucune intervention particulière dans l'évolution des chromosomes quelle que soit leur taille. Il paraît bien ne subir qu'une division mécanique en deux portions qui seront réintégrées chacune dans un des noyaux-fils au terme de la cinèse, suivant un mode analogue à celui que l'on rencontre dans certains cas pour le nucléole et que nous étudierons au chapitre suivant, après avoir subi peut-être quelques modifications d'ordre physico-chimique dont la raison et le mécanisme nous échappent. Nous avons montré de toute façon, précédemment, que son apparition sous une forme autre que celle d'une masse homogène d'une réfringence un peu supérieure à celle du cytoplasma environnant, dont elle demeure séparée, doit être considérée comme un artifice de préparation dû à l'usage de mauvais fixateurs.

CHAPITRE VII

LE NUCLÉOLE

Si l'on peut suivre dans l'ensemble de son évolution l'élément chromosomique, il n'en va pas de même de tous les constituants nucléaires et notamment des nucléoles. Ces formations ont attiré de bonne heure l'attention des cytologistes et on a rapidement noté que tant leur forme que leur nombre étaient, d'une espèce à l'autre, essentiellement variables.

Leur forme, en effet, n'est généralement pas déterminée bien qu'elle tende le plus souvent à être sphérique. Ce cas est réalisé au maximum dans les noyaux au repos, chez les espèces pourvues de petits chromosomes et à nucléole unique et volumineux. Dans les autres exemples il n'en est pas ainsi et lorsque l'on a affaire à des cellules non encore sur le point d'entrer en mitose et possédant plusieurs nucléoles, ceux-ci ont une forme quelconque. Une différence plus remarquable entre les deux cas réside en ce fait que, dans le premier, l'unique nucléole occupe d'ordinaire le centre du noyau, alors que dans le second ils sont épars sur le réticulum nucléaire (1).

Ce sont là observations aisées à faire car, en raison de leur taille, les nucléoles peuvent être observés sur le vivant très facilement. Elles ne présenteraient qu'un intérêt médiocre et sans rapport avec aucune notion physiologique si, comme on va le voir, on ne pouvait trouver dans ces considérations de morphologie des arguments utiles dans une discussion sur le rôle éventuel de ces formations.

Une question se pose, en effet, qui est la suivante : quel est le sort du ou des nucléoles au cours de la caryocinèse et quelle importance convient-il de leur attribuer ?

L'opinion la plus répandue jusqu'ici est celle d'une participation du nucléole à l'édification des chromosomes prophasiques. Déjà entrevue par SCHWARZ (1884), elle est admise par FLEMMING, ZIMMERMANN et STRASBURGER. Ce dernier, cependant, pensait qu'une partie de la sub-

(1) Il n'est point nécessaire d'insister, une fois de plus, sur le caractère nettement artificiel des auréoles périnucléolaires qui a été suffisamment démontré.

stance nucléolaire devait participer à la formation du fuseau. Il écrivait, en effet, dans son travail : *Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre*, ces mots, entre autres : « Hierauf verschwinden im Kerninnern die Kernkörperchen, die zwar schon vorher an Substanz eingebüsst hatten, weil sie zur Ernährung der Chromosomen beitrugen, im übrigen aber noch fortbestanden. Zugleich löst sich die Kernwandung auf, und die Zytoplasmastrahlen wachsen, vermutlich die Substanz der geschwundenen Kernkörperchen hierzu verwendend, von den Polen aus in die Kernhöhle hinein ».

Ce double rôle du nucléole qui, maintenant, paraît difficilement soutenable et ne compte plus, semble-t-il, de partisans, avait même été systématisé, si l'on peut dire, par KÖRNICKE qui pensait que dans le cas de végétaux à petits chromosomes le nucléole fournissait directement ceux-ci (1), alors que dans les espèces à grands chromosomes il donnait indifféremment, et suivant les besoins, soit des chromosomes, soit des parties du fuseau. Il s'exprime, en effet, ainsi : « Die Nukleolen in den Kernen der höheren Pflanzen sind verschieden von denjenigen der niederen. Aus denen der niederen gehen direkt Chromosomen hervor oder ihr Material wird bei der Chromosomenbildung verwandt. Die der höheren liefern nach STRASBURGER das Material zur Bildung der kinoplasmatischen Zellbestandteile. Allerdings mehrten sich die Angaben, dass auch sie sich an der Chromosomenbildung beteiligen, eine Anschauung die auf zoologischen Gebiete von HERTWIG besonders vertreten wird. Vielleicht haben wir, worauf die neuere Literaturangaben hinweisen, in dem Nukleolus einen Reservestoffkörper vor uns, welchen je nach Bedarf sowohl Kinoplasma- wie Kernfadenmaterial liefert ».

Si la première manière de voir ne s'est pas accréditée, la seconde, par contre, est encore couramment acceptée. C'est à elle que se rallient SCHÜRHOFF par exemple, DE LITARDIÈRE, LEWIS, VAN CAMP, aussi bien que MARTENS et de nombreux autres auteurs. Parmi ces derniers, la plupart ne donnent qu'une adhésion de principe à cette théorie, n'ayant étudié la question qu'accidentellement. Dans les années récentes deux chercheurs seulement, semble-t-il, ont abordé ce sujet dans l'idée de le traiter. Il s'agit d'une part de VAN CAMP et, d'autre part, de LENOIR.

Le premier, dans ses recherches, sur *Clivia miniata* a eu recours

(1) Une opinion comme celle de Peter GEORGEVITCH (*Zur Nukleolusfrage*, 1908) ne saurait retenir l'attention et ne s'est d'ailleurs pas acquis droit de cité. Cet auteur veut voir le nucléole d'*Allium Cepa* fournir un chromosome, alors qu'inversement, à la télophase, un chromosome redonnerait le nucléole.

à la méthode usuelle de coloration à l'hématoxyline, le second a mis au point une méthode plus compliquée, par laquelle il a cherché à pénétrer plus avant et à édifier une théorie des échanges entre les divers constituants nucléaires. L'exemple particulier choisi par lui appelle une discussion séparée et trouvera sa place à la fin de ce chapitre. Quant aux idées de VAN CAMP, elles se résument en ceci :

Rôle du nucléole suivant van Camp. — Au début de la prophase les chromosomes, en voie de différenciation, s'accolent au nucléole et entrent en contact étroit avec lui. La substance nucléolaire passe ensuite sur le chromosome et va contribuer à le former. Il va sans dire que l'on ne peut assister à cet apport et que l'on est obligé, pour l'admettre, de se contenter de certaines constatations morphologiques. Elles paraissent être ici de deux sortes, l'une basée sur l'aspect général du nucléole et l'autre sur des considérations de coloration. C'est ainsi que l'on note pour le premier point la présence de contacts offrant la forme d'émissions pseudopodiales entre le nucléole et les chromosomes, puis la diminution de volume du nucléole parallèlement à une augmentation de celui des chromosomes. La seconde raison consiste en ce fait que la chromatocité du nucléole et des chromosomes est, en quelque sorte, inversement proportionnelle. Mais, s'il en va ainsi dans le cas étudié par VAN CAMP, est-on fondé à dire qu'il s'agit là d'une généralité ? On peut, à nouveau ici, avoir recours à une distinction déjà marquée auparavant, entre végétaux pourvus de petits chromosomes et végétaux à équipement constitué par des chromosomes longs. Chez ceux-ci les nucléoles sont toujours plus ou moins nombreux, alors que chez ceux-là on a affaire à un nucléole unique. Les deux cas comportent d'ailleurs, des stades d'évolution comparables.

Le nucléole dans les cellules à petits chromosomes. — Etudions en premier lieu celui qui, de prime abord, paraît être le plus simple, parce que le nucléole y est unique, et pour ce faire on s'adressera soit à la Courge, soit à la Pomme de terre ou encore au Melon. Dans une cellule en interphase, ou au repos, nous avons déjà noté la présence de ce nucléole assez volumineux, occupant le centre du noyau et baignant dans l'enchyème nucléaire, sans contact aucun avec les éléments chromosomiques représentés par des prochromosomes très petits et situés à la périphérie du noyau, tout contre la membrane. Nous avons suivi, par ailleurs, le devenir de ces prochromosomes, appelés à fournir directement des chromosomes, sans nous occuper à ce moment et paral-

lèvement de l'évolution du nucléole et aussi bien n'avons-nous pas eu à faire intervenir ce dernier. C'est qu'en effet, il n'intervient en aucun cas. Les chromosomes se différencient et se divisent, ils se répartissent en plaque équatoriale, la membrane nucléaire disparaît sans que le nucléole subisse la moindre transformation et sans qu'il entre en contact avec les chromosomes. Son volume n'est généralement pas affecté durant la prophase et il se retrouve tel à la métaphase qu'il était au début de la cinèse. Son aspect ne change aucunement et il demeure le plus souvent sphérique. Nulle protubérance ne se marque, aucune émission de trabécules, reliant sa superficie à un quelconque chromosome ou à leur ensemble, ne se dessine (Planche I, fig. 13).

Le nucléole connaît parfois une évolution très spéciale et sans rapport aucun avec celle des éléments chromosomiques. Depuis longtemps déjà — WAGER, par exemple, chez *Phaseolus* et, plus récemment (1925), YAMAHA et SINOTO dans une trentaine d'objets porteurs de noyaux à petits chromosomes et d'aspect homogène, au dire même des auteurs (*Vigna sinensis*, *Solanum tuberosum*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus*, *Cucurbita moschata*, etc...), puis encore TREW et BOWEN dans *Cucurbita Pepo*, — on avait remarqué que le nucléole subissait une division par étranglement, au cours de laquelle il présentait d'abord l'aspect d'une haltère qui bientôt se scindait et dont chaque fragment évoluait vers un pôle opposé du noyau, la partie tournée vers la plaque équatoriale étant effilée, tandis que l'autre demeurait arrondie. C'est un phénomène du même genre qu'a rencontré GHIMPU chez certains *Acacia*, avec en plus une particularité tout à fait remarquable. Cette évolution du nucléole ne se produit ici que lors de la mitose somatique ; dans la cinèse hétérotypique le nucléole disparaît sans laisser de traces. Dans le cas de la Courge également, les deux fragments persistent parfois et reconstituent chacun respectivement le nucléole de la cellule-fille. Hâtons-nous de dire qu'une telle succession d'images ne constitue pas la généralité, mais bien une exception. Nous pensons que de pareils aspects sont souvent imputables à une mauvaise fixation et ceci d'autant plus que les préparations faites à l'aide des liquides que nous considérons comme nocifs, sont les plus riches en cas de ce genre (1). On ne peut, par conséquent, pas dire que normalement le nucléole fournit aux cellules-filles, par simple division directe, leur nucléole (Planche III, fig. 20 et 21). Le plus généralement le nucléole disparaît, assez tard il est vrai, après la métaphase comme l'a observé dernière-

(1) Ce n'est pas le cas de toute manière pour les *Acacias* étudiés par GHIMPU chez lesquels le fait offre une très grande constance.

ment encore SENJANINOVA dans *Ranunculus acris*, sans avoir contribué à la formation des chromosomes qui se trouvent entièrement constitués et même ont souvent commencé à gagner les pôles avant que le nucléole ne disparaisse. Cette disparition est suivie d'une reconstitution du nucléole dans les cellules-filles. Elle s'opère de la façon suivante :

Au moment où les chromosomes-fils parviennent respectivement à chaque pôle, ils sont groupés en un amas assez compact et dans lequel il est souvent difficile de reconnaître aucune formation, mais bientôt une distension s'opère, nous le savons, et les chromosomes se séparent et se répartissent à la périphérie du nouveau noyau. Avant que cette seconde évolution soit complètement achevée, il apparaît au centre de l'espace ainsi délimité plusieurs petits globules très fortement teintés par le colorant, placés symétriquement par rapport les uns aux autres dans les deux noyaux en reconstitution et qui, par la suite, fusionnent pour fournir l'unique gros nucléole typique de la cellule au repos ou en interphase (cf. Planche III, fig. 24, Planche IV, fig. 1 et fig. 1, p. 52).

Le nucléole des noyaux à grands chromosomes. — Si telle est l'évolution du nucléole dans les cellules à petits chromosomes, les choses ne sont pas absolument identiques pour l'autre exemple, celui des noyaux possédant des chromosomes de grande taille. On l'a vu, il s'agit ici en fait du devenir de plusieurs nucléoles. Qu'en advient-il au moment de la cinèse ? Là encore ils vont disparaître. Mais avant que de le faire, ils fusionnent en un seul et l'on a, au stade de la prophase, un nucléole unique comme dans le cas précédent. Cet élément est alors assez volumineux et il est exact de dire que bien souvent avant que de se résorber (1) entièrement il semble fondre et diminuer progressivement de volume. Mais lorsque ce phénomène s'opère les chromosomes se trouvent, le plus souvent, déjà constitués et n'ont donc nullement besoin d'emprunter à un élément nucléaire quelconque, autre que le réseau ou éventuellement les chromocentres, leur substance. Souvent aussi le nucléole unique persiste jusqu'à un stade avancé de la cinèse et il n'est pas rare de le rencontrer encore à la métaphase. Jamais, par contre, il n'offre les aspects si particuliers de division par étranglement signalés par ailleurs, jamais non plus un fragment plus ou moins volumineux ne gagne les pôles, précédant ou suivant l'ascension des chromosomes. Lorsque celle-ci s'est effectuée, et donc à la télophase, on

(1) Il convient de n'attacher à cette expression qu'une importance relative car on ne sait rien de cette sorte de fonte des nucléoles que l'on n'a jamais pu suivre dans le détail.

voit réapparaître soudainement plusieurs petits nucléoles sans que les chromosomes aient encore perdu de leur chromaticité. Ceux-ci se disposent en général, et comme on l'a déjà signalé à plusieurs reprises (DE LITARDIÈRE, 1921 et tout récemment Karlis ABELE, 1930), symétriquement dans les deux noyaux-fils et passent ainsi au stade de repos en reprenant progressivement une taille et une forme comparables à celles qu'on leur a vu posséder dans les cellules sur le point de se diviser.

Rapports entre chromosomes et nucléole. — Si l'on peut être affirmatif dans le cas des petits chromosomes et dire que l'on ne note aucune connexion entre ceux-ci et le nucléole et que les évolutions des deux constituants nucléaires sont distinctes, il convient d'être plus circonspect, et de beaucoup, pour le second exemple que nous étudions maintenant. Néanmoins une égale prudence est requise en ce qui concerne l'affirmation opposée. En effet, il s'agit cette fois de chromosomes qui, assez longs et assez volumineux, occupent une grande partie de la cavité nucléaire. Il se pourrait par conséquent qu'en un ou plusieurs endroits, il y ait contact entre eux et les nucléoles primitifs, puis, par la suite, le nucléole résultant de la fusion de ceux-ci. Mais, tout contact n'implique pas naturellement passage de la substance d'un des corps sur l'autre et on s'explique assez bien que certains rapprochements s'opèrent de par la force même des choses. Pour que l'on puisse admettre qu'un échange ait réellement lieu il faudrait, précisément, que le contact se produisit en un ou des endroits déterminés du chromosome et on a tout lieu de penser que ceux-ci seraient également alors toujours les mêmes. Aussi bien un fait d'une importance physiologique aussi grande doit-il s'opérer suivant certaines lois fixes. En réalité, quand il y a contact, celui-ci se réalise en un point quelconque du chromosome, tantôt en une extrémité, tantôt par le milieu, ou en une toute autre partie. Par ailleurs, on ne voit pas que tous les chromosomes adhèrent au nucléole, il peut n'y en avoir qu'un, il peut y en avoir deux ou un plus grand nombre. Enfin, dans aucune des nombreuses figures à longs chromosomes, et les *Gymnospermes* sont très instructives à cet égard, nous n'avons noté qu'il y ait apparence de compénétration entre nucléole et chromosomes. L'image fournie n'aurait pas manqué d'attirer certainement l'attention en raison de son aspect très particulier. Mais, bien au contraire, il semble qu'il s'agisse toujours, et simplement, d'une juxtaposition de deux éléments conservant chacun son autonomie (Planche II, fig. 12, par exemple).

De cette étude on peut tirer une conclusion. Cette conclusion est, si l'on peut dire, négative. Elle est opposée à l'hypothèse généralement admise, de la participation du nucléole à l'édification des chromosomes. Il faut reconnaître avant tout que nous ne savons pas ce que devient le nucléole, nous constatons sa disparition dans le plus grand nombre des cas ; sans doute, une autre hypothèse pourrait être émise, et elle l'a été. On a supposé le nucléole passant tel quel, ou après s'être fragmenté, dans le cytoplasme. Cette façon de voir à son tour ne saurait être retenue, car ce que l'on a pensé être des parties de nucléole ne sont certainement que des précipités vacuolaires épars dans tout le protoplasma et comme on en rencontre dans toutes les cellules.

Nous pouvons maintenant revenir rapidement sur les différentes données admises pour appuyer l'hypothèse que nous considérons comme non fondée. Les contacts entre nucléole et chromosomes sont, pensons-nous, explicables tant par l'exiguïté de la cavité nucléaire à l'intérieur de laquelle est placé un nombre relativement élevé parfois de constituants. Indépendamment de cette cause purement mécanique, en quelque sorte, nous incriminons les liquides fixateurs qui ont toujours une tendance marquée, et plus spécialement ceux que nous considérons comme nocifs, à provoquer une agglomération de tous les éléments nucléaires (et c'est précisément à ceux-là qu'ont eu recours des auteurs comme VAN CAMP, par exemple, qui pense que le fixateur de Bouin est le meilleur des fixateurs nucléaires, ou WAGER qui utilise le liquide de Perenyi). Outre ces considérations, il est une constatation que nous avons faite partout, et qui est la suivante. Dans les cas des végétaux à petits chromosomes, ceux-ci ne sont pas au contact du nucléole, et, d'autre part, quand dans l'autre cas le contact existe bien, les points auxquels il se produit n'offrent pas des aspects qui puissent faire penser qu'en cet endroit il y ait passage de la substance du nucléole à l'intérieur d'un chromosome. Nous n'avons pas retrouvé ces images de contact gléonématique signalées par VAN CAMP pour *Clivia miniata*.

Nous l'avons dit plus haut, l'étude de la forme des nucléoles ne présente, envisagée en elle-même, qu'un intérêt restreint mais c'est bien le lieu de faire intervenir les notions qu'elle permet d'acquérir. Or cette forme, comme nous l'avons noté, est le plus souvent sphérique ; on ne voit pas à la surface du nucléole de ces sortes de protubérances auxquelles, si on les rencontrait, on serait tenté d'attribuer une origine analogue à celle que VAN CAMP admet. Cette surface, elle est lisse, sans « pseudopodes » ou autres déformations. Un nouvel argument tiré de la taille, au sujet de laquelle nous faisons une remarque

semblable à celle rappelée précédemment pour la forme, vient appuyer notre manière de voir. Si en effet on adopte l'hypothèse de la participation du nucléole à la formation des chromosomes, on doit penser qu'un certain équilibre existe entre la masse nucléolaire et la masse chromosomique, ceci d'autant plus que, à la fin de la cinèse, la substance nucléolaire dont seraient porteurs les chromosomes est supposée être déversée par ceux-ci en vue de la reconstitution des nucléoles. On s'expliquerait mal qu'il y ait une disproportion marquée entre les deux masses.

Or, si l'on considère le cas des végétaux pourvus de nombreux chromosomes longs (*Gymnospermes*, *Vicia*, *Hyacinthus* ou *Allium*), l'équilibre requis peut bien être réputé exister. Mais il en va tout autrement pour les exemples à petits chromosomes. On a alors une faible masse chromosomique, sans rapport aucun avec la taille relativement considérable du nucléole, qui bien souvent fait à lui seul plus de volume que tous les nucléoles réunis d'un noyau de *Gymnosperme*. Mais si l'on envisage d'autre part l'évolution que nous avons retracée du nucléole, dans ce second exemple, on voit aussi que souvent il ne disparaît même pas ou ne le fait que tard. Nous avons souligné que cela constituait une sorte d'anomalie. Ce phénomène n'en doit pas moins cependant retenir l'attention. Et que penser alors des noyaux dans lesquels on voit le nucléole se diviser amitotiquement et fournir deux nucléoles-fils sans avoir subi de perte de substance, sans avoir diminué de volume ? Enfin, faut-il rappeler que chez les *Ascomycètes* la persistance du nucléole constitue un phénomène normal et que les chromosomes évoluent en pleine indépendance de cet élément ? Autant de faits qui nous incitent à penser que le nucléole est un corps dont le rôle est encore inconnu, à qui il n'en est peut-être départi aucun (1). De toute manière il ne nous paraît pas démontré que, d'une façon générale, il y ait participation de la substance nucléolaire à la formation des chromosomes. En tout cas, ce ne sont pas des considérations d'ordre purement morphologique qui pourraient entraîner la conviction à cet égard, nous croyons l'avoir montré. Il nous reste à voir maintenant si, par d'autres moyens, on peut arriver à établir cette participation.

Nucléoles et chromosomes chez *Equisetum*. — C'est une solution à tous les difficiles problèmes que nous venons d'envisager que LENOIR

(1) Il n'est peut-être pas inutile de mentionner ici que, à certains autres constituants cellulaires, on n'a pu jusqu'ici attribuer de rôle défini dans l'économie de la cellule. Nous faisons allusion plus particulièrement au chondriome dit inactif que l'on rencontre cependant partout.

a voulu apporter dans son Mémoire sur « L'évolution des chromatines ». Nous avons, au chapitre consacré aux questions de technique, exposé par quelle méthode de double coloration (hématoxyline ferrique - safranine) cet auteur pensait pouvoir saisir les rapports existant entre chromosomes et nucléoles et déceler la présence, dans le noyau, de plusieurs sortes de chromatines auxquelles il a donné des noms différents, répondant aux rôles spéciaux qu'il estime qu'elles jouent respectivement.

Une semblable entreprise a pour elle l'évident mérite de l'originalité. Nécessairement, par ailleurs, des recherches de ce genre doivent être menées en partant d'une idée préconçue ; elles sont réalisées généralement dans le but de vérifier une hypothèse. Cette hypothèse n'est autre que celle que l'on a déjà dit être acceptée par la majorité des caryologistes ; elle consiste à admettre l'apport aux chromosomes, en vue de leur formation, d'une substance d'origine nucléolaire.

VAN CAMP, nous venons de le voir, ne semble pas avoir donné sur ce sujet une vue d'ensemble fondée sur des preuves irréfutables. Aussi LENOIR n'a-t-il pas fait appel aux mêmes considérations. Il estime, pour sa part, que les arguments de son devancier ne peuvent entraîner la conviction et il en fait également la critique.

Pour illustrer sa théorie il a choisi une Cryptogame vasculaire que les caryologistes avaient négligé d'étudier — ou presque — jusqu'à lui, l'*Equisetum arvense*.

Nous ne rappellerons ici que les conclusions les plus importantes de l'auteur et celles qui nous paraissent discutables, à la suite d'une étude du même matériel que nous avons entreprise de notre côté.

L'idée directrice du travail est qu'il existe d'une part une substance propre au nucléole — la nucléoline — et, d'autre part, une substance particulière au réseau ou réticuline ; les chromosomes résulteraient du mélange, suivant un processus très spécial, des deux éléments.

Toute la théorie de LENOIR repose sur une différence de coloration de ces deux substances. L'une, la première, prendrait la safranine et donc apparaîtrait en rouge, l'autre, l'hématoxyline qui la colorerait en noir.

Entrons maintenant dans le détail des phénomènes et envisageons leur succession telle que l'a admise LENOIR.

Dans le noyau au repos, il existe un réticulum « présentant l'aspect d'un filet » et un nombre relativement élevé de nucléoles (5 ou 6) dont la forme est le plus souvent quelconque, mais dont la constitution très particulière est constamment la même. La masse proprement dite est

faite de nucléoline, mais elle est délimitée par une couche périphérique, d'épaisseur variable, de réticuline. Cette pellicule externe est ornementée d'un abondant chevelu (LENOIR, 1926, fig. 6 bis) formé par des fibrilles intra-nucléaires. Par suite de la rupture des anastomoses du réticulum suivant des directions déterminées il se forme aux dépens de celui-ci, au début de la prophase, un véritable et assez long spirème (*loc. cit.*, fig. 15 et suivantes) qui répond à la définition même du spirème, à savoir qu'il est continu. Ensuite « certaines portions de ce spirème viennent se coller sur les nucléoles... qui se groupent, comme attirés les uns vers les autres, emprisonnant des parties du spirème ». Quand apparaît le fuseau achromatique les anses du spirème s'orientent suivant l'axe de celui-ci et parallèlement à ses fibres qui paraissent jouer un rôle ordonnateur. Puis progressivement le spirème prend une coloration qui rappelle celle des nucléoles. Ce phénomène, qui apparaît d'abord aux endroits où sont en contact nucléoles et spirème gagne petit à petit l'ensemble de ce dernier « dont la composition est alors (question de forme à part) celle d'un nucléole ; l'axe est constitué apparemment par un fil de nucléoline enveloppé d'une gaine continue de réticuline ». Dans toute cinèse il arrive un moment où les chromosomes se clivent. Ici la division offre une remarquable particularité ; « elle porte, non sur des fragments, des sections distinctes du spirème, sur des chromosomes définis, mais bien sur l'ensemble du spirème conservé dans son intégrité ». On a alors des anses clivées qui vont être soumises à une assez forte contraction.

Parallèlement à l'apparition du clivage spirématique « le fuseau d'abord, puis le cytoplasme, sont envahis par des ponctuations de grosseurs diverses » ayant « la composition des nucléoles ». Ils proviennent « d'une abondante émission réticulo-nucléolaire du spirème ». Ces formations persistent jusqu'à la fin de la télophase, mais elles sont progressivement résorbées. Les deux spirèmes ainsi constitués vont alors présenter une orientation très marquée de leurs anses dont les courbures vont être amenées au niveau du plan équatorial sans qu'il se produise, dans le corps même de ce long cordon, de division transversale. Ce spirème double « présente des ponctuations en nombre égal à celui que l'on retrouve ensuite pour les chromosomes... Outre cela, des anastomoses... sont apparues dont l'origine est peut-être analogue à celle que l'on retrouve à la télophase de nombre d'autres espèces végétales. Cette différenciation chromosomique progresse en ce sens que, entre les ponctuations, le filament spirématique ne se rompt pas, il s'amincit seulement devenant l'équivalent des autres anastomoses.

Le résultat de l'individualisation des chromosomes consiste en une plaque équatoriale d'aspect fenestré tout à fait caractéristique ».

A l'anaphase on a deux plaques chromosomiques résultant de celle de la métaphase par dédoublement et si l'on peut aisément dénombrer les chromosomes à la métaphase et en compter 56, il est non moins facile de procéder à une numération à l'anaphase. LENOIR écrit, et l'on reviendra plus loin sur l'erreur tant de fait que de raisonnement qu'il commet évidemment ici, « j'ai compté bien régulièrement 28 chromosomes dans chaque plaque anaphasique et cela dans toutes celles que j'ai vues en bon état ».

Jusqu'ici les deux masses sont demeurées reliées l'une à l'autre par des anastomoses très persistantes qui se sont étirées sans se briser. Bientôt celles-ci cèdent à la tension à laquelle elles sont soumises. « Peu à peu toutes les attaches se rompent, laissant indépendants l'un de l'autre les deux groupes de chromosomes anaphasiques ». Ces attaches « se rétractent vers les chromosomes auxquels elles appartiennent. Vers la fin de l'anaphase il ne reste plus qu'un pointement à la partie équatoriale du chromosome, pointement qui peu à peu s'efface à son tour. A ce moment, où va commencer la télophase, les chromosomes sont sphéroïdes ». Cependant « les anastomoses interchromosomiques de chaque groupe restent intactes. Il semble même qu'il y ait augmentation de leur nombre ».

Un phénomène sur lequel il faut s'arrêter et qu'il est utile de noter d'une façon complète est celui de l'apparition de gouttelettes nucléolaires. « Le long des anastomoses (reliant les deux groupes anaphasiques) apparaissent des gouttelettes de nucléoline. Lorsque l'exsudation nucléolinienne est assez avancée il se produit une concentration de l'exsudat le long des anastomoses chromosomiques donnant un aspect de larmes, de flammes allongées. Puis, peu à peu, les larmes nucléoliniennes se contractent en un amas sphérique entre les anastomoses chromosomiques qui se rétractent... Au fur et à mesure de l'exsudation de la nucléoline les chromosomes reprennent progressivement leur teinte réticulinienne pure... Au moment où la télophase va commencer, les vues polaires du noyau-fils anaphasique présentent l'aspect d'un double réseau dont l'un contient l'autre. Le réseau superficiel est formé de granules réticuliniens reliés entre eux par des anastomoses entièrement réticuliniennes elles-mêmes. Le réseau interne est composé de sphérules de nucléoline relativement pure à ce moment, reliées entre elles par des tractus de même matière... Insensiblement le tout se contracte, les sphérules nucléolaires peu à peu se rapprochent,

finissant par former une masse unique d'apparence homogène ; cet énorme nucléole se fragmente et autour d'eux se reconstitue une pelli-cule réticulinienne qui est en relation, par des trabécules, avec le réseau superficiel représentant les chromosomes qui ne s'alvéolisent ni ne se dissolvent, mais « persistent individuellement d'une division à la suivante ».

Telle est dans son ensemble, d'après LENOIR, l'évolution nucléaire chez *Equisetum arvense*. On voit également quelles relations étroites existent suivant sa théorie entre les chromosomes et les nucléoles, relations qui paraissent même d'un genre tout nouveau, comparative-ment aux idées, assez imprécises il est vrai, que l'on avait jusqu'ici sur ce sujet.

Personne n'avait encore abordé de cette façon le délicat problème du devenir du nucléole et on ne trouve trace nulle part d'indications pouvant se rapprocher de celles que nous venons de résumer sur les rapports entre substance nucléolaire et substance chromosomique proprement dite. Aucune des images figurées par les auteurs dans leurs Mémoires, comme dans les Traités, ne rappelle celles représentées par LENOIR dans son important travail et, nécessairement, leur très grande originalité ne pouvait pas manquer d'inciter à une vérification. Aussi avons-nous repris ce matériel d'étude en lui adjoignant *Equisetum maximum* et *Equisetum palustre*. Ce sont là des végétaux ingrats pour les recherches cytologiques en raison des difficultés que l'on éprouve à réussir de bonnes fixations dans des liquides ne contenant ni alcool, ni acide acétique. On parvient néanmoins à les surmonter, mais on se heurte alors à de nouvelles lors de la confection des coupes, en raison de l'incrustation très forte des tissus.

Cycle de la mitose chez *Equisetum*. — L'examen de nos préparations, réalisées en mettant en œuvre l'un ou l'autre mode de fixation, ne nous a pas montré d'aussi considérables différences dans le cours de la mitose chez ces espèces d'avec le type des plantes à réticulum étudié précédemment.

En effet, si partant du noyau au repos on examine sa structure, on constate qu'il possède un réseau finement granuleux, sans indications de centres de condensation pour la chromatine lors de la différenciation des chromosomes (Planche IV, fig. 3 et 4). Le noyau quiescent porte en outre un nombre relativement élevé de nucléoles si l'on compare ce chiffre, de cinq ou six, à celui rencontré chez la majorité des végétaux. Ces nucléoles fusionnent au moment de la prophase (fig. 1, p. 52),

tandis que le réseau se découpe en fragments qui vont fournir les chromosomes d'une façon assez analogue à celle décrite par DE LITAR-DIÈRE pour *Pteris cretica*. On voit les trabécules se rompre progressivement de telle sorte que bientôt, dans la cavité nucléaire, on note la présence d'un nombre élevé de filaments destinés à fournir autant de chromosomes. Leur dénombrement est des plus malaisés et l'on ne peut jamais être assuré de posséder, dans une même coupe, l'ensemble d'une même cellule (Planche IV, fig. 5). Ces chromosomes ont la forme de petits bâtonnets plus ou moins incurvés ; leur épaisseur est médiocre, mais assez régulière. On saisit mal le moment où s'opère, dans ces formations, le clivage et l'on ne le distingue, d'une manière nette, que lorsque les chromosomes sont installés à la plaque équatoriale (Planche IV, fig. 6). Ils paraissent venir s'y ranger très vite, car les images de ce stade sont particulièrement nombreuses et l'on peut admettre que le séjour des chromosomes est assez prolongé à l'équateur du noyau (Planche IV, fig. 7). Ceci s'explique très simplement si l'on se représente la masse souvent compacte qu'ils forment à cet endroit, en raison de leur nombre et de l'exiguïté de la place qu'ils peuvent occuper.

A la suite d'une bipartition ils évoluent vers leur pôle respectif (Planche IV, fig. 8). A ce stade, ils sont le plus souvent légèrement effilés et ont la forme de bâtonnets simples, plutôt flexueux. Le faible espace dans lequel ils tiennent fait que, d'une façon générale, ils sont tassés les uns contre les autres. Mais parfois, il arrive aussi que la plaque occupe toute la ligne équatoriale de la cellule s'étendant d'une membrane à l'autre de chaque côté. On peut alors les voir plus nettement.

Quand ils quittent cette position centrale pour se diriger vers les pôles ils continuent à demeurer tassés, et c'est sous forme d'une masse assez compacte, mais où toutefois l'individualité respective ne s'estompe pas, qu'ils parviennent au pôle. Ils subissent là une véritable distension et le contact entre eux se relâche, sans disparaître complètement (Planche IV, fig. 9). Il était tellement intime, si l'on peut dire, que l'évolution ultérieure paraît tout indiquée. On ne constate pas la formation dans leur intérieur de vacuoles et la reconstitution du réseau aux dépens des chromosomes n'a pas lieu par clivage de ceux-ci. On peut rapprocher ici également le cas de l'*Equisetum* du type, déjà cité, de *Pteris*.

Les chromosomes s'amincissent en s'étirant et en devenant de plus en plus flexueux ; de la sorte ils finissent, en raison de leur allonge-

ment, par donner des filaments qui se rejoignent respectivement en certains points, réalisant un véritable réseau à mailles très fines (Planche IV, fig. 10 à 12).

Parallèlement à l'évolution des chromosomes, telle que nous venons de la retracer rapidement, quel est le devenir des nucléoles ? Nous avons déjà constaté que ceux-ci, au nombre de cinq ou six par noyau, fusionnaient lors du début de la prophase, c'est donc là un phénomène analogue à celui rencontré ailleurs et que nous avons signalé (Chapitre VII, p. 43). Ce nucléole unique est assez volumineux de ce fait, ses contours sont irréguliers et sa forme est rarement sphérique. Au moment où les filaments chromosomiques se dessinent il a conservé son aspect et ne semble pas avoir diminué de taille. Tout comme chez les



Fig. 1. — a. Nucléoles de *Cucumis sativus* disposés symétriquement dans deux noyaux-fils en reconstitution. — b. Mêmes images chez *Equisetum maximum*. — c. Nucléoles se fusionnant au début de la prophase (*Allium* et *Equisetum*).

autres espèces étudiées précédemment, il est destiné à disparaître sans laisser de traces. A la métaphase on ne le rencontre généralement plus mais, jusqu'à sa disparition, sa chromatécité demeure inchangée. Elle n'est pas inverse de celle des chromosomes. Ce phénomène est d'ailleurs évident si l'on étudie la reconstitution des noyaux-fils, auquel cas on note la réapparition (fig. 1), à la fin de l'anaphase, au moment où la distension des chromosomes est déjà suffisamment avancée, de plusieurs petits nucléoles, ce qui présente une certaine analogie avec le cas des noyaux à nucléole unique ; mais à l'inverse de ce qui se passe pour ce dernier type, ces petits nucléoles ne fusionnent pas, ils demeureront distincts les uns des autres durant toute la période de repos et ce n'est qu'au début d'une nouvelle cinèse qu'ils fusionneront en un corps unique, comme nous l'avons vu.

Or, à la télophase, alors que les chromosomes qui reconstituent le réseau n'ont encore rien perdu de leur chromaticité, celle des nucléoles néo-formés est égale à la leur. On voit par conséquent que, tant au début de la cinèse (prophase) qu'à la fin (télophase), la chromaticité des nucléoles paraît ne dépendre d'aucun facteur, elle est toujours la même.

On vient de constater, par les deux descriptions qui précèdent, à quel point les interprétations de LENOIR et les nôtres sont différentes. Aussi, après avoir donné une idée d'ensemble du cycle complet de la mitose, y a-t-il lieu de revenir sur un certain nombre de stades critiques dont l'analyse nous permettra d'aborder la discussion des idées de LENOIR exposées précédemment.

Discussion. — L'accord est entier, malgré la diversité des expressions, sur l'existence d'un réticulum assez peu chromatique dans le noyau quiescent et, pareillement, sur la présence de plusieurs nucléoles dans ce dernier.

Les divergences commencent à l'interprétation du mode de différenciation des chromosomes. On sait, et nous l'avons rappelé déjà, que l'existence d'un spirème prophasique n'est plus acceptée généralement et nous avons admis, après des expériences probantes, que les apparences de spirème étaient de simples artefacts dont il fallait rendre responsables les fixateurs particulièrement nocifs (Planche I, fig. 2). Or, LENOIR, pour que sa théorie soit valable, doit démontrer que le réseau donne naissance à un véritable spirème. Si ce dernier n'existe pas, l'ensemble de l'exposé se trouve pratiquement ruiné.

C'est, à notre avis, le premier point faible de sa théorie. Il eut été intéressant, en effet, de trouver chez *Equisetum* un mode tout à fait nouveau de division nucléaire. Ce n'est pas ici le cas. Jamais, pour notre part, nous n'avons vu de spirème ; les chromosomes nous sont toujours apparus distincts, comme nous l'avons indiqué plus haut. En outre, nous n'avons pas constaté qu'il se produisait, à aucun moment de la prophase, de contact étroit entre eux et le nucléole. Il est évident que bien souvent l'un des chromosomes se trouve accolé en un point quelconque au nucléole qui occupe une place assez importante dans la cavité nucléaire. Mais on peut ici reprendre l'argument que l'on a fait valoir déjà contre l'opinion de VAN CAMP et dire que contiguïté ne veut pas dire continuité. Sans doute, LENOIR nous offre-t-il une méthode paraissant devoir fournir toute garantie pour nous rendre compte des échanges très particuliers réalisés entre chromosomes et

nucléole. Il n'est pas inutile de dire, avant que de poursuivre l'examen des points que nous controversons de son interprétation, ce qu'il faut penser de cette technique de double coloration.

Pour qu'une coloration double offre des résultats certains et soit rationnelle, il faut que les deux colorants agissent chacun sur des éléments cellulaires différents. C'est ainsi que dans la triple coloration de Prenant (érythrosine - hématoxyline ferrique - vert lumière) on voit la chromatine apparaître en noir, les protoplasmes en rose et la cellulose en vert.

Il n'en est pas ainsi dans la combinaison proposée par LENOIR (safranine anilinée - hématoxyline ferrique) et il est aisé de constater que l'une et l'autre couleur est capable de teinter la chromatine *sensu lato*. Si l'on fait agir en effet séparément, soit la safranine, soit l'hématoxyline, on obtient une coloration globale des chromosomes et du nucléole, noire avec celle-ci et rouge avec celle-là. En ayant recours à la combinaison proposée il y a donc peu de chances d'obtenir une coloration différentielle et, de fait, nous n'y sommes jamais parvenu. Sans doute, en examinant les nucléoles, constate-t-on parfois la présence d'une sorte de cercle qui, de prime abord, paraît noir et qui ne serait par conséquent autre chose que l'écorce de réticuline située à la périphérie du nucléole. Mais il est facile de s'apercevoir que, si l'on fait varier la mise au point, l'anneau ainsi apparemment mis en évidence disparaît ; il ne s'agissait donc là que d'un phénomène de réfraction banal, dont il est aisé de fournir l'explication.

On voit ainsi que la méthode de double coloration à la safranine et à l'hématoxyline peut entraîner à des interprétations fausses. Nous pensons que LENOIR a été amené à formuler des conclusions évidemment très originales en elles-mêmes, mais qui n'ont pas de bases inattaquables. On peut comprendre alors son idée de la présence autour des nucléoles d'une auréole de réticuline, bien qu'il soit assez difficile de se représenter ce qu'il a voulu figurer sous forme d'un « épais chevelu » qui vient s'ajouter à cette couche périphérique et qui est pratiquement inexplicable.

Par ailleurs, il est difficile de saisir les rapports indiqués entre nucléole et chromosomes. On admettrait difficilement, même si l'on pouvait avoir pleine confiance en la méthode de double coloration, que la substance du nucléole vienne s'infiltrer dans l'axe d'un spirème formé par l'aboutement des chromosomes. On pourrait certainement concevoir qu'il y a passage et apposition de nucléoline sur la réticuline, on ne peut se représenter la réalisation d'une sorte de cylindre central

par la nucléoline que recouvrirait une couche de réticuline. Pour nous, d'ailleurs, la chose ne fait pas de doute. Le fait qu'il n'existe pas de spirème implique l'inexistence des phénomènes de ce genre. Mais si l'on voulait un instant considérer comme démontrée l'idée de LENOIR, on se trouverait acculé à une impossibilité quand il s'agirait de décrire le processus de division de ce spirème double. En effet, on conçoit bien la formation d'une fente longitudinale séparant en deux portions égales un spirème constitué par une substance unique. Mais, dans le cas présent, on ne peut se figurer suivant quel mode s'établit l'équilibre entre les deux constituants et de quelle façon se reconstitue dans chaque spirème-fils la gaine de réticuline et l'axe de nucléoline, après une scission longitudinale du spirème fait de deux parties, l'une concentrique à l'autre.

A vrai dire les choses sont beaucoup moins compliquées et il s'opère ici, comme dans la plupart des cas, une simple fente longitudinale qui sépare le chromosome en deux parties égales, appelées à émigrer chacune vers un pôle différent de la cellule. Cette émigration, nous l'avons indiqué déjà, est assez tardive, les chromosomes demeurent très longtemps installés à l'équateur du noyau. Cette émigration enfin est lente, les images que l'on en a donnent l'impression d'une marche « retardée ». L'ensemble de ces phénomènes s'explique parfaitement si l'on fait attention à ce fait que l'on a affaire ici à un équipement chromosomique très fourni, se trouvant resserré dans une aire relativement étroite. Le cas n'est plus le même que celui des objets à chromosomes ténus qui ont évidemment toute la place qu'il leur faut pour évoluer rapidement. Aussi ne doit-on pas être étonné de la présence de figures donnant l'impression d'un tassement plus ou moins prononcé des chromosomes, voire du raccordement de certains d'entre eux. C'est là une conséquence du manque de place, si l'on peut s'exprimer ainsi, et les aspects fenestrés représentés par LENOIR à la métaphase doivent recevoir une même explication.

Ceux-ci nous surprennent d'autant moins qu'il nous est arrivé souvent d'en observer dans d'autres cas que celui de l'*Equisetum*, par exemple dans l'examen de la cinèse de la Courge. Ils sont d'autant plus fréquents que le fixateur employé détermine une rétraction plus prononcée. Et nous touchons ici certainement en partie à l'explication des faits si particuliers signalés par LENOIR. Nous sommes tentés, en raison de tout ce que nous avons déjà dit sur la toxicité de certains liquides fixateurs, d'incriminer ces derniers et tout spécialement celui de Bouin. Il est incontestable en effet que si, lorsqu'il s'agit de petits

chromosomes répartis à la périphérie du noyau, et donc distants les uns des autres, ce liquide possède l'avantage en les gonflant d'accroître leur taille et partant leur netteté, il n'en va plus de la sorte quand on le fait agir sur des chromosomes placés les uns à côté des autres. On provoque alors un tassement de l'ensemble qui peut conduire à un grand nombre d'artefacts. Nous inclinons à penser que telle est l'origine des images représentées par LENOIR et plus spécialement pour la métaphase et l'anaphase. Aussi nous semble-t-il un peu risqué de faire servir ces figures pour un dénombrement des chromosomes.

Nous ne saurions prendre parti sur ce dernier point. Néanmoins les chiffres admis par l'auteur nous paraissent être peu vraisemblables et tout à fait contestable sa manière de les vérifier. Il faut en dire autant de la critique qu'il fait des chiffres de BEER.

On sait qu'on compte d'ordinaire le mieux les chromosomes quand ils sont disposés à la plaque équatoriale. Toutefois, quand il s'agit de chromosomes suffisamment longs, des coupes transversales de groupements anaphasiques permettent aussi d'excellents résultats. Ce n'est pas le cas ici, d'une part, en raison du resserrement trop prononcé de ces éléments et, d'autre part, à cause de leur taille : ils sont assez peu allongés.

Or, LENOIR (1926, p. 25) écrit : « J'ai compté les chromosomes de nombreuses plaques équatoriales. Il y a 56 à 60 chromosomes, probablement 56... Il est bien entendu qu'il y a eu déjà division des chromosomes, que ce nombre est le double du nombre diploïde de l'*Equisetum arvense* ». Et plus loin (*loc. cit.*, p. 46) : « ce chiffre de 58 je l'ai vérifié nombre de fois à la fin de la métaphase, alors que les chromosomes sont à leur maximum de différenciation, aussi bien séparés que possible les uns des autres. J'ai retrouvé encore ce même nombre en faisant la somme des chromosomes des deux groupes anaphasiques ».

On saisit le défaut de raisonnement commis par l'auteur. En effet, nous n'avons pas affaire ici à une division réductrice et le nombre de chromosomes trouvé lors d'une numération de figures anaphasiques est le nombre diploïde. Si l'on admet avec l'auteur que le chiffre de 58 correspond au double du nombre diploïde, qui est alors égal à 29, il n'y a plus de division réductrice possible. Si l'on accepte le chiffre de 56 comme étant celui de $2n$, auquel cas n est égal à 28, nous dirons que ce nombre nous paraît trop faible. Pour autant que nous ayons pu évaluer approximativement ces valeurs dans des images prophasiques, il nous a semblé que $2n$ devait être plus près de 56 que de 28.

On sait, d'autre part, combien il est rare que l'ensemble de l'équipement chromosomique soit contenu dans une seule et même coupe.

Enfin, nous ne saurions souscrire à la critique faite par LENOIR de l'opinion de BEER pour qui $2n = 115$. Sans doute ce chiffre est inacceptable au même titre que celui de 29. Pour LENOIR l'auteur anglais aurait compté « chacune des branches des anses chromosomiques-filles » car, en effet, « chaque chromosome est formé d'une anse complète ». Ce n'est pas notre avis. Ni les images de prophase, où les chromosomes apparaissent parfois légèrement incurvés, ni celles de métaphase ou d'anaphase où ils semblent parfaitement rectilignes, ne nous donnent à penser que ces éléments sont formés d'une anse, nous les rapprocherions volontiers, en plus petit, de ceux de *Vicia Faba*, par exemple, bien plutôt que de ceux d'*Allium*.

Nous venons d'établir, en résumé, d'une part l'inexistence d'un spirème chez *Equisetum* et d'un mode de cinèse spécial pour ce végétal, d'autre part l'impossibilité où l'on serait de comprendre la structure d'une formation de ce genre, telle qu'elle a été définie par LENOIR. Deux points également particuliers doivent encore retenir notre attention, il s'agit et des émissions nucléolaires et de la reconstitution des noyaux-fils.

« Les enclaves réticulo-nucléolaires sont présentes dans le cytoplasme depuis le stade de division chromosomique jusqu'à la fin de la télophase ». Nous avons déjà indiqué, plus haut, que ces formations auraient une structure analogue à celle des nucléoles. Il va sans dire que la manière dont nous avons expliqué le dualisme apparent de ces derniers vaut pour ces émissions. D'ailleurs, il est assez difficile de comprendre comment se regroupent en un équilibre aussi particulier les deux substances différentes de nouveau en jeu ici. Il semble que LENOIR se soit mépris sur leur véritable nature et l'on peut admettre, selon toute vraisemblance, que l'on a affaire là, soit à des éléments du chondriome ayant subi une altération due à l'emploi du fixateur non approprié, soit à des précipités vacuolaires, ou bien même à l'ensemble de ces formations.

Plus difficiles à expliquer sont les figures apparemment schématiques du Mémoire de LENOIR, qui ont trait à la reconstitution des noyaux-fils (*loc. cit.*, Pl. III, fig. 48-56). Personnellement nous estimons que l'évolution finale des chromosomes est de beaucoup plus simple. Nous l'avons esquissée en décrivant brièvement le cycle évolutif du noyau. Les chromosomes parviennent aux pôles assez serrés les uns contre les autres. Bientôt il s'opère une distension qui les sé-

pare et progressivement amène la reconstitution d'un réseau réalisé par l'aminçissement des chromosomes et la formation de trabécules de jonction entre eux, sans clivage. Par la suite, on note l'apparition de plusieurs petits nucléoles, et les noyaux-fils sont ainsi reformés. Nous n'avons jamais rencontré ce que LENOIR appelle les « larmes nucléoliniennes », ni de phénomènes rappelant ce qu'il nomme un réseau double.

En résumé, nous pensons que la mitose somatique chez l'*Equisetum* n'offre pas de caractères vraiment particuliers, et d'autre part, que les figures données par LENOIR de la division nucléaire chez cette Cryptogame vasculaire sont dues à une technique défectueuse.

Comme on le voit, la démonstration d'une participation du ou des nucléoles à la constitution des chromosomes est difficile à faire. En principe, elle peut ne pas paraître invraisemblable mais, en fait, il sera toujours malaisé d'en apporter la preuve.

CHAPITRE VIII

LES SATELLITES

Les partisans de la théorie de l'individualité chromosomique avaient trouvé, dans l'étude de la taille et de la forme des chromosomes, un grand nombre d'arguments dont l'ensemble paraissait constituer, aux yeux des caryologistes, un faisceau suffisant de preuves en faveur de l'autonomie de ces formations. C'est ainsi que l'on avait pu distinguer chez *Crepis virens*, par exemple, trois paires de chromosomes de taille tout à fait différente, chez *Galtonia* quatre paires de longs chromosomes : deux paires de courts et deux de longueur intermédiaire (NEWTON, 1924). Chez *Cyrtanthus parviflorus*, par ailleurs, W. R. TAYLOR a rencontré huit paires de chromosomes qu'il a réparti entre six classes distinctes.

Tous ces caractères se rapportent uniquement à la taille, quant à ceux ayant trait à la forme, ils portent essentiellement sur deux différenciations très particulières, mais que l'on ne paraît pas avoir toujours distinguées l'une de l'autre d'une manière suffisante. Nous voulons parler des constrictiones et des satellites.

Satellites et constrictiones. — Lorsque S. NAVACHINE père découvrit l'existence de satellites chez *Galtonia candicans*, il les décrivit comme de « petits corps ronds suspendus par un filament très ténu à l'extrémité des chromosomes ». Ces formations, présentant la même chromaticité que les chromosomes qui les portent, il a pu les suivre depuis la prophase jusqu'à l'anaphase. Il les a vu se diviser en même temps que le chromosome support. En outre, il a constaté l'existence, chez le même végétal, de petits fragments terminaux séparés du reste du chromosome par un étranglement profond ; à ces corpuscules il a donné le nom de « petites têtes ».

Pour le cytologiste russe, les satellites ont la valeur de chromosomes et doivent être compris dans une numération de ceux-ci. TSCHERNOYAROV ne semble pas partager cet avis et quand il découvre, en 1914, les satellites de *Najas major*, qu'il assimile aux chromosomes de petite taille des figures de MÜLLER pour le même objet, il admet que la plus petite paire de ceux-ci sont rattachés à la paire la plus longue et que l'ensemble ne forme que deux chromosomes. Cette seconde manière de

voir a d'ailleurs prévalu. Il ne semble plus en effet qu'aucun auteur, actuellement, homologue les satellites à des chromosomes.

Depuis ces premiers travaux une abondante littérature sur ce sujet s'est développée, mais peu à peu des divergences de vues se sont fait jour et la question s'est trouvée progressivement embrouillée. On a tendance, maintenant, à rechercher partout la présence de satellites que l'on veut déceler dans toutes les familles de végétaux, sinon d'animaux. Aussi, certains auteurs ont-ils donné comme satellites des fragments de chromosomes séparés du corps principal par une constriction très prononcée, ce qui n'est pas pour simplifier les choses. Le mieux est de s'en tenir à la définition déjà ancienne de S. NAVACHINE père et de considérer comme satellite tout corpuscule attaché par un filament à l'extrémité du chromosome et donc surajouté à ce dernier. Par ailleurs, on pourra distinguer des « constriction » dont la situation sur le chromosome pourra être variable, ce qui donnera soit des « petites têtes »

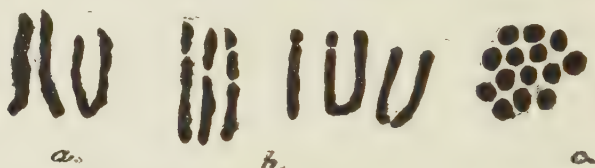


Fig 2. — a. Chromosomes métaphasiques normaux (*Vicia* et *Allium*). — b. Les mêmes montrant des structures (constrictions) artificiellement obtenues. — c. Les quatorze chromosomes de *Vicia Faba*, vus du pôle (anaphase sectionnée transversalement).

(étranglement terminal faible), soit des fragments de taille plus grande, mais dans ce cas l'ensemble du chromosome ne se trouve pas affecté, sa taille n'est ni augmentée, ni diminuée.

Cette distinction doit être faite et ceci pour plusieurs raisons. Tout d'abord, il est aisé de se rendre compte que la constance des constriction est très discutable. En effet, nous les avons rencontrées dans certaines figures et non dans d'autres. On peut en outre provoquer leur apparition, en des points essentiellement variables, dans des chromosomes n'en comportant pas ordinairement, soit en utilisant un liquide fixateur à action brutale, soit simplement en agitant les objets placés dans le mélange de Helly, Meves ou autre (1). On peut fragmenter ainsi les chromosomes en un plus ou moins grand nombre de parties et il est difficile de distinguer les images obtenues alors de celles où l'on note des constriction véritables (fig. 2). L'analogie est

(1) YAMAHARA a expérimenté, à ce sujet, un très grand nombre de substances nocives et obtenu des résultats qui illustrent parfaitement notre opinion.

très grande. On notera, cependant, que deux caractères différencient d'une façon suffisante les segments chromosomiques délimités par des constriction ; d'abord l'absence de filaments d'union, réunissant le fragment ainsi réalisé au corps du chromosome, et ensuite le fait que le diamètre des deux éléments est parfaitement identique. Quant aux satellites leur place est, par contre, toujours la même ; ils ne peuvent être produits artificiellement et leur position est régulièrement terminale quelle que soit la technique mise en œuvre. Leur diamètre, enfin, est le plus souvent inférieur à celui du chromosome-porteur.

Il est à remarquer, également, comme nous l'avons souligné déjà, que la présence de constriction n'apporte aucune variation dans la masse de chromatine constituant les chromosomes. Il est, sans doute, assez délicat d'évaluer celle-ci. Néanmoins il est manifeste que dans le cas des satellites il s'agit d'un accroissement de masse, puisque, comme nous l'avons dit, ce corpuscule est surajouté au chromosome qui le porte.

Enfin, l'évolution des deux formations n'est aucunement comparable et si l'on a pu prêter aux satellites les origines les plus variables, les constriction ne sauraient être considérées comme déterminant des fragments chromosomiques spécialisés, dont le devenir serait nettement particulier (1).

Seuls les satellites paraissent donc bien être des constituants nouveaux du noyau sur lesquels il est utile de s'arrêter.

Ceci étant, voyons d'après les auteurs quel est leur cycle évolutif.

Cycle évolutif des satellites. — Si l'on s'en rapporte à certains savants russes qui se sont spécialisés dans cette étude (NAVACHINE fils, BARANOV, M^{me} SENJANINOVA, M^{lle} H. SOROKINA, DELAUNAY), il faudrait admettre que dans le noyau au repos les satellites séjournent sur le nucléole et que leur présence y est révélée par une protubérance plus ou moins prononcée à la surface de ce dernier. Au moment de la prophase, chaque chromosome-support détacherait son satellite qui, jusqu'à la fin de la télophase, évoluerait en même temps que lui. On voit

(1) On a parfois admis (KAGAWA, entre autres) que les constriction représenteraient le point d'insertion des chromosomes sur les filaments du fuseau. Là non plus, cependant, l'unanimité ne règne point et DARLINGTON (1926, p. 246) écrit à ce sujet : « Constrictions may commonly occur as we know at points quite unconnected with any centre of attraction and the centre of attraction may occur, as I have observed in *Scilla nutans*, at a point where there is no sign of constriction : in other words no causal relations need exist between the constriction and the centre of attraction and no specific reason can be alleged why either the centre of attractions should determine the existence of a constriction, or the constriction should determine the position of the centre of attraction ».

se diviser les deux formations parallèlement et, à l'anaphase, il y a émigration de chaque moitié de satellite vers un pôle différent. Au moment de la télophase il n'est plus possible de le déceler et l'on ne peut constater sa réinstallation sur le nucléole où on le retrouve, par la suite, quand le noyau est, à nouveau, en interphase.

D'autres auteurs (DARLINGTON, M^{me} O. SOROKINA, SPRUMONT, GHIMPU, etc...) ne partagent pas entièrement cette manière de voir et estiment qu'il n'est pas possible de découvrir de satellites sur le nucléole dans le noyau au repos.

Personnellement nous sommes porté à adopter de préférence, parce que nous paraissant plus rationnelle, cette seconde façon de concevoir les choses. Les observations que nous avons faites, par ailleurs, nous y incitent également.

De fait, quand on examine un noyau en interphase, porteur d'un réseau, surtout lorsque en plus ce dernier est pourvu de granulations chromatiques (comme ce serait le cas, par exemple, chez les Gymnospermes), il apparaît tout de suite combien il serait difficile de découvrir un ou plusieurs satellites sur un nucléole. Si l'on s'adresse, pour plus de commodités, à un noyau étant au stade de repos définitif, sans doute pourra-t-on espérer que la visibilité sera meilleure, le réseau étant à ce moment moins chromatique ; mais on ne saurait alors affirmer que le ou les satellites n'ont pas subi la même transformation que le réseau et ne sont pas estompés.

Il semble bien que, de toute façon, il soit malaisé d'identifier une protubérance quelconque à la superficie du nucléole comme étant un satellite. Et, d'ailleurs, là n'est pas la difficulté. Il reste à expliquer dans cette hypothèse le mode de jonction et le moment où elle s'opère entre satellite et chromosome.

On se représente mal, et aucun auteur n'a encore expliqué, la manière dont se formerait le filament d'union destiné à prélever le satellite sur le nucléole. D'autre part, si l'on peut accepter la notion de ce que l'on a dénommé allégoriquement la « pêche à l'hameçon » quand il s'agit de chromosomes de grande taille, il n'en va pas de même si l'on s'adresse à des noyaux à petits chromosomes situés contre la membrane nucléaire et séparés, par conséquent, du nucléole par un assez grand espace occupé uniquement par l'enchylème nucléaire.

Toutes ces objections nous incitent, comme nous l'avons dit, à envisager l'évolution du satellite d'une autre manière.

Satellite du *Ginkgo biloba*. — Nous avons cherché de notre côté à déceler chez les Phanérogames que nous étudions la présence de satellites et nous n'avons pu en rencontrer que chez le *Ginkgo biloba*. Nous avons précédemment indiqué que, chez cette Gymnosperme, le noyau offrait la particularité assez curieuse de se diviser suivant le même mode que celui des Angiospermes à chromosomes longs et que, notamment, le clivage se produisait dès le début de la prophase. A ce caractère distinctif vient donc s'ajouter celui de la présence d'un satellite. Nous avons d'abord décelé ce dernier chez la plante femelle. Il y avait lieu de se demander s'il ne s'agissait pas là d'une particularité en rapport avec le sexe. Mais nous avons pu, ensuite, retrouver cette formation chez la plante mâle.

Chez le *Ginkgo biloba*, le noyau en interphase est composé par un réseau à chromaticité assez forte, mais ne présentant pas de granules chromatiques, — comme c'est le cas chez les autres Gymnospermes, — auxquels nous avons donné le nom de « chromocentres ». Deux ou trois nucléoles, en outre, adhèrent à ce réseau d'une façon intime, qui au début de la prophase fusionnent et finissent par disparaître par voie de résorption. Les chromosomes naissent aux dépens du réticulum qui se fragmente suivant certaines directions, donnant ainsi des chromosomes flexueux et allongés présentant une ligne de clivage très nette. Dans le noyau en interphase nous n'avons jamais pu déceler sur un des nucléoles une trace quelconque de la présence du satellite que l'on voit tout à coup apparaître au milieu de la prophase et que l'on pourra suivre jusqu'à la télophase inclusivement (Planche III, fig. 6 à 10).

Chez ce végétal le satellite est relativement petit et de forme sphérique (Planche III, fig. 10). Son diamètre est plus faible que celui du chromosome qui le porte, lequel ne se différencie lui-même par aucun autre caractère particulier de ses voisins. Sa position est invariablement terminale. Le filament d'union est le plus souvent quatre ou cinq fois plus long que le satellite lui-même, toutefois il arrive que ce trabécule soit un peu plus réduit. Il ne convient naturellement pas d'attacher à ce détail une bien grande importance.

Nous avons pu suivre, d'une façon très nette, la division simultanée du chromosome-porteur, du filament de jonction et du satellite (Planche III, fig. 12). Elle s'achève à la métaphase, stade auquel les figures sont les plus distinctes, comme aussi celles de l'anaphase où l'on peut voir l'émigration vers les pôles des deux satellites présents dans la figure, destinés chacun à un noyau-fils en reconstitution (Planche III, fig. 13). Dans certains cas particulièrement favorables, il nous a été possible

de suivre le devenir du satellite jusqu'à la télophase, moment où, invariablement, nous l'avons perdu ; il est englobé, semble-t-il, dans le noyau en reconstitution.

Que devient-il alors ? Il est assez malaisé d'être affirmatif sur ce point et aucun auteur n'a su donner de précisions à ce sujet jusqu'ici. Néanmoins, on peut assez facilement se représenter que le devenir du satellite doit suivre celui de l'ensemble des chromosomes. On est fondé à penser que, au moment où ceux-ci subissent les transformations qui vont les amener à reconstituer un néo-réseau, les satellites sont soumis aux mêmes modifications. Dira-t-on qu'il est difficile d'admettre que ces formations se retrouvent toujours identiques si elles ne passent pas telles quelles dans le noyau au repos ? Cette opinion ne saurait être soutenue si l'on se représente la régularité avec laquelle, par exemple, un clivage s'opère ou ne s'opère pas à un stade donné et celle aussi avec laquelle on voit se reconstituer dans une même plante, aux dépens d'un réticulum qui semble très régulièrement réparti à travers le noyau, un nombre déterminé de chromosomes, sans qu'aucun trouble ne se produise jamais.

Evidemment il reste encore, si l'on admet cette hypothèse, une objection à écarter, celle ayant trait à la réapparition du satellite. Si le *Ginkgo biloba* était une plante pourvue de chromocentres, on serait autorisé à penser que l'un d'eux n'est autre que le satellite et on pourrait très facilement se représenter le cycle évolutif complet de cet organite ; car il n'y aurait plus aucune raison de le chercher sur le nucléole dans le noyau quiescent, où on serait dans l'impossibilité de le distinguer. Mais on a affaire ici à un végétal dont les noyaux sont formés d'un réseau simple et régulier.

Or, si l'on se reporte à la description que nous avons donnée de l'évolution de tels noyaux, on voit que les chromosomes sont reconstitués aux dépens du réseau en question. Il suffit pour expliquer la présence du satellite sur l'un quelconque de ceux-ci d'admettre que ce chromosome particulier reçoit, au moment de la segmentation du réticulum, une portion légèrement plus considérable que celle contribuant à la formation des autres éléments, et cela, suivant un mode évidemment un peu spécial. Et, d'ailleurs, ne voit-on pas fréquemment se produire un fait analogue, avec cette seule différence que les chromosomes ne portent dans ce cas aucune ornementation, quand on rencontre des équipements chromosomiques composés d'éléments de tailles nettement inégales. Il a fallu, pour ce faire, qu'intervienne un méca-

nisme analogue à celui que nous pensons qui joue dans le cas des satellites, voire même plus compliqué encore.

Quoi qu'il en soit, le caractère de présence constante, de forme et de taille toujours identiques, sont des faits de première importance et il semble bien que l'on doive accorder, à ces formations particulières que sont les satellites, un certain intérêt, d'autant plus que, sur leur rôle, aucune lumière n'a encore été faite, malgré la quantité relativement considérable, de travaux qui leur ont été consacrés.

A ce sujet, il nous paraît que l'on a, actuellement, tendance à trop vouloir découvrir partout ces formations. Nous avons déjà dit plus haut que, parmi les Gymnospermes auxquelles nous nous sommes attaché, nous n'avons trouvé de satellites que chez le seul *Ginkgo biloba* et ce fait mérite d'être souligné. Ceci montre, en tout cas, d'abord que ces curieux corpuscules ne sont pas aussi répandus qu'on le croit, et ensuite, que le *Ginkgo* constitue un type réellement particulier dans l'ensemble des Gymnospermes.

Satellites chez certaines Angiospermes. — Ceci nous amène à parler des Angiospermes que nous avons étudiées et chez lesquelles plusieurs auteurs ont mis en évidence des satellites. Il s'agit, plus spécialement, du *Vicia Faba*, de l'*Allium Cepa* et du *Hyacinthus orientalis*.

M^{me} SVESNIKOVA a rencontré dans un grand nombre de *Vicia* soit des « petites têtes », soit des satellites. Elle considère comme difficile de distinguer l'une de l'autre ces formations et estime qu'il existe tous les intermédiaires entre elles.

D'autre part, on trouve mentionnée dans les travaux de W. R. TAYLOR la présence d'un satellite, ou parfois de deux placés en tandem, chez *Allium Cepa*.

Enfin, DARLINGTON (1926), puis, l'année suivante, DE MOL., décrivent les satellites d'*Hyacinthus orientalis*.

Nous avons personnellement étudié ces trois plantes et jamais il ne nous a été donné de rencontrer, chez aucune d'elles, apparence de satellite. Il convient de faire observer, à ce propos, que la condition première pour que puisse être admise l'existence réelle d'un satellite chez un végétal donné, est celle de la constance. Or, en ce qui concerne l'*Allium Cepa*, il semble bien que l'on soit en présence d'une simple exception et jusqu'ici aucune confirmation n'a été apportée aux données de TAYLOR, bien que l'étude de l'*Allium Cepa* soit en quelque sorte devenue classique.

On peut en dire autant à propos de l'*Hyacinthus orientalis* où nous ne sommes pas parvenu à mettre de satellite en évidence.

Quant à *Vicia Faba*, la question est légèrement plus compliquée, en ce sens que, outre les satellites que M^{me} SVESNIKOVA pense y avoir découvert, un auteur japonais, SAKAMURA, y aurait aussi rencontré des constriction auxquelles il fait jouer un rôle assez particulier. Il admet, en effet, avec SHARP, que l'équipement chromosomique est constitué chez ce végétal par cinq paires de chromosomes courts et une paire de longs. Ces derniers, qu'il appelle M-chromosomes, présenteraient deux constriction, l'une, médiane (qu'il désigne par la lettre *m*), ne serait autre que le point d'insertion sur les fibres du fuseau ; l'autre (appelée constriction *e*) serait terminale. Il est possible, de plus, de distinguer dans huit des dix autres petits chromosomes, une constriction, terminale également (1).

Cette fois encore nous n'avons pu retrouver ni les satellites dont parle M^{me} SVESNIKOVA, ni les constriction vues par SAKAMURA.

Dans ce dernier cas, nous croyons que les constriction ne présentent pas le caractère de constance qui leur conférerait un réel intérêt et qu'il ne s'agit là que de faits fortuits, dus à des fixations défectueuses. Car, en effet, il faut insister sur ce dernier point : les constriction ne paraissent souvent être que le résultat de mauvaises fixations, tandis que l'on n'en peut dire autant des satellites dont on ne saurait provoquer, en quelque sorte, la réalisation.

Satellites et fixateurs. — Primitivement, et au début de nos recherches, nous avons conçu quelques doutes sur la réalité de leur existence et ceci tenait plus spécialement au fait que NAVACHINE recommandait, pour leur mise en évidence, l'utilisation d'un liquide fixateur spécial qui devait être employé à l'exclusion de tout autre. A l'usage nous avons reconnu, en nous servant d'un matériel que nous connaissions bien, que le plus souvent le liquide préconisé par le savant russe causait certains troubles dans la mitose et ne permettait pas l'étude d'un assez grand nombre de détails et, plus spécialement, de stades souvent controversés.

Par la suite, nous avons pu nous rendre compte que ce qui nous avait d'abord paru une objection, touchant l'existence réelle des satellites, pouvait être écarté. En effet, à l'aide de méthodes de fixation

(1) Personnellement nous avons toujours compté 14 chromosomes, paraissant tous sensiblement de même taille, ce qui a été signalé déjà par Miss FRASER et SNELL en 1911, qui ont estimé *n* égal à 7 et *2n* à 14 dans cette espèce (cf. fig. 2, p. 60).

très diverses et nommément de liquides que nous considérons comme excellents, nous avons réussi à déceler les satellites du *Ginkgo biloba*. Le mélange fixateur de NAVACHINE n'a donc aucun avantage sur les autres. Les satellites ne demandent aucune technique particulière pour leur mise en évidence (1).

En résumé, il nous paraît possible d'admettre que les satellites sont des corpuscules dont la présence est constante dans un végétal donné ; que, par contre, les constrictiones sont très variables quant à leur présence, leur forme ou leur localisation, pouvant d'ailleurs être provoqués dans des conditions déterminées. En conséquence, il semble que l'on doive distinguer très nettement les unes des autres ces deux formations. N'auront donc pour nous la valeur de satellites que les granules chromatiques, à présence constante, appendus aux chromosomes par un filament également chromatique et surajoutés à eux. Nous distinguerons, d'autre part, les segments chromosomiques séparés du reste du chromosome par une constriction, sans être rattachés à lui par un tractus et dans lesquels nous ne verrons que des portions de chromosomes ne modifiant pas la masse de ceux-ci, à l'opposé de ce qui a lieu avec les précédents organites.

Le satellite n'est donc pas un simple segment de chromosome, contrairement à ce qui est trop souvent admis. Quant à leur rôle comme à leur nature, ils nous échappent encore.

(1) Il reste, néanmoins, encore beaucoup à faire au point de vue technique et notamment à utiliser l'observation vitale dans l'étude des satellites, ce qui jusqu'ici n'a jamais été tenté.

CHAPITRE IX

LA CONSTITUTION DES CHROMOSOMES

Nous avons, dans les chapitres précédents, envisagé la forme que pouvaient affecter les chromosomes et montré non seulement qu'il en existait de toutes tailles, mais aussi qu'ils pouvaient parfois présenter certains ornements, satellites terminaux par exemple. Il nous reste encore à envisager leur structure interne qui pose divers problèmes des plus délicats.

Il va sans dire, que très tôt, la question a été débattue de savoir comment était fait un chromosome, s'il était, en particulier, composé de plusieurs éléments distinctifs et quels pouvaient être les rapports de ceux-ci entre eux.

Certains auteurs avaient plus particulièrement en vue, dans cette étude, la recherche d'une base morphologique pour la théorie de l'hérédité chromosomique et on avait tenté, dans cet esprit, de chercher à déceler, dans les chromosomes, de petits territoires que l'on pourrait considérer comme représentant les gènes.

A. — LES CHROMOMÈRES

Cette idée était liée à l'existence de petits granules dont la présence, dans les chromosomes prophasiques (Planche IV, fig. 13 et 14), avait été décrite il y a longtemps, que BALBIANI supposait conserver leur identité et auxquels on donna d'abord le nom de « corpuscules de Pfitzner », puis celui de « chromomères » (FOL, 1891), appellation qui leur a d'ailleurs été conservée. VAN BENEDEK (1883) admettait que le clivage des filaments chromosomiques, étudié chez *Ascaris*, était le résultat de celui des chromomères et que ce phénomène déterminait une symétrie réelle entre les deux filaments obtenus. « What strikes us is the perfect symmetry of the two filaments », écrivait-il ; « they are identical with each other. Each chromatin-granule of the one has its counterpart in the other ; and there is not the least peculiarity of one that is not found exactly duplicated in its fellow ».

Suivant cette théorie, les chromosomes seraient, par conséquent, constitués par de petits granules placés bout à bout, plus spécialement visibles aux premiers stades de la prophase, dont la netteté, et surtout l'individualité, s'estomperaient à mesure que progresserait la caryocinèse. Certains auteurs ont même pensé, mais il ne s'agit évidemment là que d'une vue de l'esprit, que ces formations ne seraient que le résultat d'une agrégation de corpuscules plus ténus, auxquels on a donné, après EISEN (1899), le nom de « chromioles ».

Ce sont spécialement, on le voit, les zoologistes qui se sont attachés à ces notions et il suffira de rappeler ici les cas si particuliers du *Lygoeus bicrucis* étudié par WILSON (1912), de *Notonecta indica* étudié par BROWNE (1916) et surtout du *Phrynotettix* étudié par WENRICH (1916) (1) chez lesquels ces auteurs auraient rencontré des chromomères très nets, dont le nombre et la disposition en file rectiligne seraient des plus constants, pour montrer que ces idées ont joui, et jouissent encore, en cytologie animale d'un certain crédit. WILSON, dans son « Traité de cytologie », admet qu'elles peuvent être considérées comme une excellente hypothèse de travail, surtout en raison de la concordance qu'il y voit avec certains faits mis en évidence dans les recherches sur l'hérédité, auxquelles nous avons fait allusion précédemment.

Sans nous étendre beaucoup sur la littérature botanique ayant trait à cette question, on peut rappeler que certains auteurs sont enclins à considérer les chromosomes comme formés d'un assemblage de petits granules qui leur confère l'aspect en grains de chapelet, ce que les caryologistes allemands désignent du nom de « *Perlstruktur* ». Tels sont, par exemple, pour ne citer arbitrairement que quelques noms : CHAMBERLAIN (1897, *Lilium*), MOTTIER (1897, *Helleborus*), C. E. ALLEN (1905, *Lilium*), STRASBURGER (1907, *Pisum*), SUESSENGUTH (1921, *Allium*), BELLING (1928, *Lilium*, 1929, *Hyacinthus*), BABCOCK et CLAUSEN (1929, *Crepis*) et tout récemment Lothar GEITLER (1929, *Crepis*).

Evidemment, en regard de cette liste, il serait facile d'en dresser une autre comprenant les auteurs n'admettant pas l'existence de ces formations spéciales (GRÉGOIRE, MARTINS MANO, BONNEVIE, LUNDEGARDH, GATES, DE LITARDIÈRE, VAN CAMP, SCHAEDE, SEIFRIZ, etc...).

Discussion. — Personnellement, nous avons cherché à retrouver dans nos préparations la présence de chromomères. Mais cette recherche

(1) Tout récemment, ENZIO REUTER (1930) admet l'existence des chromomères à la suite d'une étude sur la spermatogénèse de *Alydus calcaratus* L.

a toujours été vaine sauf toutefois dans certains cas (Planche IV, fig. 13 et 14), chez les Angiospermes, où la fixation était manifestement mauvaise (1). On rencontre alors des figures tout à fait comparables à celles données par L. GEITLER pour le *Crepis capillaris* (*loc. cit.*, pp. 196, 198). Nous ne pouvons pas davantage confirmer, touchant *Allium Cepa*, les données de SUESSENGUTH qui admet que dans les noyaux des cellules méristématiques radiculaires « *die Zahl der hintereinander liegenden Chromomeren, pro Chromosom bei ziemlicher Konstanz auf zehn geschätzt werden* ».

D'autre part, il convient de faire remarquer combien l'existence des chromomères est, en quelque sorte, éphémère. L. GEITLER écrit, en effet, à ce sujet : « Diese Struktur (structure en grains de chapelet) ist in der späten Prophase und in der Metaphase deutlich, wird in der Anaphase undeutlich und ist in der Telophase gänzlich verschwunden. In den frühen Prophasestadien sind die wohl vorhandenen Kugeln infolge der brüskten $\pm$ spiralförmigen Krümmungen der Chromosomen auf kleinsten Raum nicht zu erkennen bzw. von den durch die Krümmungen gebildeten optischen Querschnitten nicht unterscheidbar ».

Comme on le voit il ne s'agit là, d'après les partisans de cette théorie eux-mêmes, que d'une structure transitoire, pouvant être observée seulement en fin de prophase et en métaphase, puisque même au début de la prophase elle est indiscernable.

On ne s'explique pas, d'ailleurs, la raison pourquoi il en va ainsi. Car, on le sait, rien n'est plus comparable à un chromosome en métaphase, qu'un chromosome en anaphase. Les mêmes détails peuvent s'observer à l'un ou l'autre stade. C'est le cas, par exemple, pour certaines différenciations, tels les satellites.

Outre l'objection portant sur la fugacité de l'apparition des chromomères, on en peut élever une autre ayant trait à leur constance. Il ne semble pas que les opinions soient très arrêtées sur ce dernier point et L. GEITLER ne croit pas pouvoir être affirmatif à ce sujet. « Im Falle von *Crepis* erscheint eine solche Zahlenkonstanz möglich, lässt sich aber keineswegs beweisen ». On peut admettre que cette constance n'existe pas en fait, car s'il en allait autrement il serait aisé de s'en rendre compte, ce que n'aurait pas manqué de faire cet auteur, par l'examen d'un nombre assez élevé de préparations.

Il faut encore considérer que cette structure ne saurait être étendue à l'ensemble des végétaux ; elle ne possède à vrai dire aucun caractère

(1) YAMAHARA (1927, fig. 171) obtient les mêmes images par action du toluol : « Chromosomen schlanker, flockig-körnig ».

de généralité. Il suffit de remarquer qu'elle n'a jamais été admise pour les chromosomes de petite taille, chez lesquels du reste elle serait difficilement contrôlable, et qu'elle ne se conçoit pas chez les Gymnospermes où l'on a affaire jusqu'à la métaphase à des chromosomes entiers.

Enfin, nous ajouterons qu'aucune observation vitale n'est venue confirmer cette théorie. Personnellement, dans l'étude vitale de l'*Allium Cepa* et du *Vicia Faba* sur laquelle nous reviendrons plus loin, nous n'avons rencontré aucune apparence de structure perlée.

Pour toutes ces raisons, nous pensons que l'existence réelle de « chromomères » n'est pas démontrée et que, partant, aucune théorie générale sur la structure ou la composition des chromosomes ne saurait être basée sur ces hypothétiques formations.

Euchromatine et hétérochromatine. — HEITZ (1929), cependant, s'est appuyé récemment sur l'existence de chromomères pour formuler une théorie générale sur la constitution des chromosomes. Il paraît homologuer les trois termes : chromomères, chromocentres et prochromosomes. La confusion qu'il fait de ces appellations, qui nous paraissent correspondre à des formations en tous points différentes, provient de ce qu'il ne s'est pas préoccupé de définir chacune d'elles.

Son idée dominante est la suivante : le chromosome est formé de deux substances que l'on peut dénommer respectivement euchromatine et hétérochromatine. L'une d'elles (euchromatine) se dissout à la télophase de telle sorte que l'hétérochromatine persiste seule sous forme de petites granulations qui serviront, à la prophase suivante, à condenser autour d'elles la chromatine précédemment dissoute dans le suc nucléaire, en un certain nombre de filaments chromosomiques. Les granules d'hétérochromatine ne persistent d'ailleurs pas en même nombre que les chromosomes, dans une espèce donnée, et leur taille peut être également très variable.

KUHN (1929) a tenté de réfuter l'argumentation de cet auteur et il a admis que, même dans le cas des végétaux possédant de petits chromosomes, il ne subsiste pas de granules chromatiques dans le noyau quiescent pouvant être homologués aux prochromosomes décrits autrefois. Il pense, en effet, qu'invariablement la chromatine disparaît dans le noyau au repos et qu'il n'est plus possible, à un moment donné, de reconnaître aucune formation définie dans la cavité nucléaire (*vor jeder Teilung werden die Chromocentren aufgelöst*).

Nous avons montré que, contrairement aux idées de KUHN, on retrouve, dans le noyau au repos, tantôt des prochromosomes et tantôt un réseau, porteur, dans certains cas déterminés, de chromocentres. On peut donc dire que, d'une façon générale, la chromatine persiste sous une forme déterminée, variable avec les espèces, dans les noyaux végétaux au repos. Ajoutons, enfin, que l'interprétation de HEITZ n'apporte aucune explication sur la nature de la chromatine et que les néologismes créés par lui ne s'appliquent qu'à de simples apparences morphologiques, qui elles-mêmes, d'ailleurs, peuvent s'interpréter d'une manière très différente de celle proposée par cet auteur.

Nous ne reviendrons pas, dans ce chapitre, sur une théorie que nous avons exposée précédemment (Chapitre VII, p. 47) et qui tend à admettre que le chromosome serait un composé de nucléoline et de réticuline.

B. — THÉORIE DU CHROMONEMA

Une théorie qui devait connaître quelque faveur et qui compte encore des partisans a été émise par BARANETZKY (1880) pour *Tradescantia* et reprise par JANSSENS, dans une étude sur la spermatogénèse chez les Tritons (1901). Elle est connue sous le nom d'hypothèse du « chromonema » et suppose, au chromosome, une structure spiralée. Elle a été illustrée surtout par BONNEVIE et VEJDOVSKY. L'idée principale de ces auteurs est celle de l'existence, dans tout le cycle du chromosome, d'une partie chromatique spiralée englobée à certains moments dans une autre, achromatique. La première persistant seule dans le noyau en interphase, — l'autre se transformant en enchylème nucléaire —, donne naissance au réticulum qui assure ainsi la persistance des chromosomes. Par la suite chacun de ceux-ci se trouve reconstitué à la prophase, le filament spiralé qui le représente se différenciant et évoluant à nouveau (1).

(1) J. BARANETZKY, dans son travail de 1880 : *Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien*, écrit ces lignes qui expriment parfaitement sa pensée : « Genauere Untersuchung der so differenzierten Kernfäden zeigt zunächst, dass ihre Konturlinien nicht mehr glatt, sondern wellenförmig oder wie unterbrochen erscheinen. Das kommt daher, dass jeder dunkle Streifen nach aussen einen leistenförmigen Vorsprung mit abgerundeter scharfer Konturlinie bildet, während die einspringende Umrisslinie der weichen Zwischensubstanz sehr zart, manchmal kaum zu erkennen ist. Die weiche wie die dichte Kernfadensubstanz sehr zart, manchmal kaum zu erkennen ist. Die Enden der dichten Streifen — besonders die letzere — scheint jetzt ganz homogen zu sein. Die Enden der dichten Streifen — und zwar deutlicher bei sehr weicher Zwischensubstanz — werden oft als besonders dichte Knötchen unterschieden. Ohne weitere Präparation müssten die sichtbaren Streifen als dünne Scheibchen von verschieden dichter Substanz aufgefasst werden. Es ist nur aber gelungen, zu entscheiden, dass die körperliche Gestaltung der dichteren Partien eine

Plus récemment trois auteurs japonais, KUWADA, SAKAMURA et SHINKE, étudiant cette question, se sont ralliés à la théorie de BARANETZKY, mais ne paraissent toutefois pas comprendre absolument de la même façon la structure spiralée des chromosomes. L'un d'eux (SAKAMURA) décèle chez *Tradescantia* la spire chromatique au moyen d'une fixation à l'eau bouillante.

A ces deux manières de voir, il nous faut en ajouter une autre encore, celle de KAUFMANN qui admet l'existence d'une paire de spires entrelacées à la prophase chez *Tradescantia pilosa*, plongeant dans une masse achromatique. Ces spires seraient dédoublées en fin de prophase, de telle sorte qu'à la métaphase, et aux stades ultérieurs, chaque chromosome-fils posséderait toujours deux spirales chromatiques. On aurait donc affaire, cette fois, à une structure légèrement plus compliquée que celle supposée par les auteurs précédents. Il semble bien que SHARP ait étendu cette notion à d'autres exemples. Nous reviendrons dans un instant sur ces notions, mais au préalable, il convient de donner un aperçu des idées de MARTENS sur cette importante question de la structure des chromosomes.

D'après l'éminent cytologiste belge, qui s'est adressé à *Paris quadri-folia* et *Listera ovata*, le chromosome prophasique est formé par deux éléments : l'un chromatique, auquel il donne le nom ancien de « chromonema » ou « chromonemata », l'autre achromatique ou « boudin de fond ». Sans entrer dans les détails de l'évolution de ces deux formations, il suffira de noter quelques points essentiels de leur cycle évolutif. C'est ainsi qu'à la prophase le composant chromatique se répartit sur les deux bords du ruban chromosomique sans cesser de présenter un aspect en zig-zag. Cette répartition est l'équivalent, en quelque sorte, d'un clivage, sans correspondre toutefois entièrement à la définition que l'on donne habituellement de celui-ci ; elle est d'ailleurs accompagnée d'un clivage réel de l'autre constituant qui le porte. Progressivement le « boyau de fond » acquiert une chromatécité plus forte et l'ensemble

ganz andere ist. Werden die herausgedrückten, scharf differenzierten Kernfäden durch leise Bewegungen des Deckglases gezerzt, so erhält man in günstigen Fällen Präparate, welche die Gestalt der dichteren Partien in überraschender Weise klarlegen. Die weiche Substanz der Kernfäden wird dabei leicht zerrissen und zerstört, die dichte Substanz bleibt aber erhalten und zwar stellt sie jetzt eine kontinuierliche, glatte, homogene, in Art einer Drahtfader spiralig gewundene Faser dar. Die Spirale kann in verschiedenem Grade ausgezogen erscheinen. Bei langgezogenen Spiralen sind alle Umläufe der Spiralfaser genau zu verfolgen, anderseits findet man Kernfadenstücke, wo der noch unverletzte Teil in eine ausgezogene Spirale übergeht, wobei jeder Zweifel über den Ursprung der Spirale aufgehoben werden muss. Die losgewickelte Spiralfaser besitzt ganz dieselbe Dicke wie die ursprünglich sichtbaren dichten Querstreifen und scheint dabei nicht eine Lamelle, sondern eben einen runden Faden darzustellen ».

du chromosome ne présente plus de différenciations aussi nettes ; elles réapparaissent toutefois dans les derniers stades de la mitose. Le chromonema, en effet, reprend sa disposition zig-zaguée, plus ou moins spiralee, à travers tout le chromosome, qui persistera grâce à lui pendant l'interphase, le constituant achromatique subissant une fonte totale.

N'ayant pas personnellement étudié les exemples sur lesquels MARTENS a basé sa théorie, nous nous arrêterons davantage sur le travail de SHARP (1929) qui après l'examen de la mitose chez certains autres végétaux (*Trillium grandiflorum*, *Allium Cepa*, *Podophyllum peltatum*, *Vicia Faba* et *Tradescantia virginiana*) l'a reprise et légèrement modifiée.

Il admet, lui aussi, que tout chromosome est formé par deux constituants dont la chromatité diffère. L'un, plus chromatique, persiste à travers tout le cycle de la mitose sous l'aspect de *deux chromonemata*. L'autre forme une sorte de support au premier. A la prophase le constituant achromatique se divise, mais il est difficile de situer avec précision le moment et le mode de la division des chromonema : « The process by which the chromonema becomes doubled longitudinally is as obscure as ever, perhaps more so ». A la métaphase comme à l'anaphase, les deux formations se différencient mal : « At the upper end of each large chromosome there is a suggestion of duality, while in the small portion of a chromosome there appear to be two chromonemata, although this is not a particularly clear case ».

C'est la même structure que l'on doit admettre pour les chromosomes télophasiques, bien que, là aussi, les figures manquent de netteté : « Although the precise arrangement of the chromatic substance is uncertain at a number of points, it is plain that it continues to be in the chromonematic form seen in earlier stages. In view of what has preceded, it is best interpreted as a pair of chromonemata ». Ces deux chromonema émettent alors des anastomoses qui vont rejoindre celles des chromosomes voisins, le réticulum se reforme tandis que le second constituant devient de moins en moins visible. C'est la rupture de ces anastomoses, après un temps variable de repos, qui conduira à la redifférenciation des filaments chromosomiques, nettement doubles dès le début. SHARP insiste sur ce point que « ...two chromonemata are present in each chromosome from the inception of the prophase ».

Comme on le voit les idées de SHARP touchant la structure du chromosome somatique, ont des points communs avec plusieurs théories dont nous avons rappelé l'essentiel précédemment : existence de deux

constituants, dont l'un chromatique, comme pour MARTENS, avec cette différence qu'il peut se présenter sous forme de spirales analogues à celles admises par KUWADA. Ce sont au fond, appliquées à d'autres exemples, les opinions de KAUFMANN.

Discussion. — On peut faire, à la théorie de la présence d'un filament spiralé à l'intérieur du chromosome, une objection fondamentale : savoir, qu'on réalise une telle apparence en ayant recours à des méthodes qui ne manquent pas d'altérer profondément le noyau. Nous l'avons indiqué déjà, SAKAMURA obtient des résultats, qui sans doute sont d'une assez grande netteté, grâce à une fixation par l'eau bouillante. D'ailleurs, si l'on se reporte à la planche de son Mémoire, comme à celle du Mémoire de SHINKE (méthode à l'acéto-carmin), il est aisé de se rendre compte que rien n'y rappelle les images auxquelles on est accoutumé et que jamais de tels aspects ne se rencontrent après une fixation adéquate et non nocive.

On est fondé à en dire autant au sujet des microphotos du Mémoire de KUWADA (1927, Pl. II) qui manquent, elles, absolument de netteté et ne sauraient entraîner la conviction.

C'est une objection du même genre que l'on peut adresser à la théorie du chromonema proprement dit et le fait que DE LITARDIÈRE (1925) ait pu retrouver dans des mitoses de racines soumises à une température de 48° pendant 24 heures « des prophases très instructives, montrant d'une façon fort nette des filaments chromosomiques avec leur « boyau de fond » et leurs travées chromonématiques et qui apparaissaient là bien mieux que sur du matériel normal » serait, nous semble-t-il, plutôt un argument contre cette théorie qu'en sa faveur.

Avant de discuter les images obtenues, après fixation, par SHARP, faisons remarquer que, jusqu'ici, aucune description prenant pour base l'observation vitale n'est venue confirmer l'existence du chromonema. On est donc réduit à utiliser des préparations provenant d'objets fixés. MARTENS, dans ses dernières recherches sur la mitose étudiée sur le vivant, ne rapporte aucune observation qui soit de nature à appuyer sa théorie. A la suite de l'examen, également sur le vivant, de la mitose (division homéotypique) dans les cellules-mères du pollen de l'*Allium Cepa*, de l'*A. Porrum* et du *Vicia Faba*, où les chromosomes apparaissent d'une manière nette et sont de grande taille, nous n'avons pas non plus rencontré d'aspects rappelant soit les chromomères, comme nous l'avons indiqué précédemment, soit le ou les chromonema. Pour le reste nous sommes entièrement d'accord avec le

savant cytologiste belge et nous ne pouvons que confirmer les résultats auxquels il est parvenu touchant la division somatique dans les poils staminaux de *Tradescantia virginica*, sauf, toutefois, en ce qui a trait à l'apparition de calottes polaires. Les figures anaphasiques, particulièrement nettes, que nous avons observées, ne nous ont fait voir aucune différenciation à l'intérieur du corps du chromosome et pas davantage les images métaphasiques, moins nombreuses, mais non moins nettes, dans les trois cas (Planche IV, fig. 15 à 17).

Venons-en, maintenant, à l'exposé de SHARP, dont il nous faut, après ces objections d'ordre général, auxquelles d'autres pourront être ajoutées par la suite, discuter quelques points particuliers. L'éminent cytologiste américain admet l'existence de deux filaments chromonématiques dès le début de la prophase à l'intérieur de chaque chromosome, à l'encontre de MARTENS qui n'en distingue qu'un seul. C'est ce que tend à prouver la figure 20 de son Mémoire de 1929. Si l'on considère cet aspect comme réel, on doit convenir qu'il est difficile d'admettre, en même temps, qu'une certaine portion de substance achromatique (*matrix* de SHARP) est dévolue à chaque filament double, et on s'explique mal, alors, comment s'opère, par la suite, le rattachement de la substance achromatique aux filaments chromatiques auxquels elle doit servir de soutien.

Quant à la division de ces deux formations, il ne paraît pas qu'elle soit absolument manifeste et, si l'on peut à la rigueur donner raison à SHARP au sujet de sa figure 47, on s'étonne de ne retrouver aucun signe de dualité dans la figure 48, où le clivage s'est opéré, même pour la substance achromatique. Il faut admettre, semble-t-il, que les deux éléments (chromatique et achromatique) composant le chromosome ne se divisent pas simultanément, ce qui est une complication nouvelle apportée à des phénomènes qui étaient déjà, en s'en tenant aux idées courantes jusqu'ici, fort complexes.

Il est un point sur lequel il convient d'insister plus particulièrement et qui nous paraît très discutable. Si l'on considère les diverses figures données par SHARP pour illustrer sa théorie, on constate que la plus grande diversité règne dans les images prophasiques et cependant l'auteur paraît bien les homologuer l'une à l'autre. On conviendra que des figures comme celles numérotées 20, 21, 23, 24, 26, 31, 34 et 38 sont difficilement superposables, et on ne comprend pas comment, dans certains cas, les deux chromonema, figurés sous forme de deux spires, se répartissent longitudinalement ensuite par rapport à l'axe du chromosome, s'il est permis de s'exprimer ainsi. Comment admettre

également, dans le cas de la figure 38, où il s'agit de chromosomes en forme d'I, que des filaments aussi longs se tassent de manière à former les chromosomes typiques en bâtonnets de *Vicia* ? Et dans cet exemple aussi, comment se représenter l'existence et le sort du constituant achromatique et les rapports entre les deux chromonema et la substance de fond (*matrix*).

Enfin, si l'on considère comparativement des chromosomes métaphasiques et des chromosomes anaphasiques, on doit penser, ce que n'indique pas SHARP, mais ce que démontrent ses figures 53 et 54 d'une part et 6 d'autre part, que la substance achromatique subit un nouveau déplacement et, de latérale et rectiligne, reprend un aspect spiralé. Quant à la télophase on n'est nullement fixé, à la lecture du Mémoire de SHARP, sur la nature des phénomènes que l'on y rencontre.

Y a-t-il alvéolisation ; est-elle périphérique ? SHARP ne nous renseigne pas à ce sujet. Peut-être faut-il penser que la substance achromatique perd progressivement la chromatité qu'elle avait peu à peu acquise auparavant et que les chromonema persistent seuls, manœuvrent seuls également et sont seuls désormais à considérer.

D'après tout ce qui précède on peut voir qu'il est assez difficile de suivre SHARP dans l'interprétation de l'hypothèse dite du « chromonema ».

Il reste encore à montrer que sur certains points cette théorie ne donne pas satisfaction. Elle ne tient aucun compte de l'existence des satellites et, d'ailleurs, elle ne paraît pas de nature à pouvoir les expliquer. On aurait aimé être éclairé sur ce point par SHARP qui, puisqu'il se rallie à l'idée de SAKAMURA à propos des méga-chromosomes de *Vicia Faba*, avait, dans cette espèce, une occasion d'étudier les relations du chromonema avec les satellites.

Cette hypothèse, enfin, n'apporte aucune solution à la question si débattue des rapports entre nucléoles et chromosomes. Sans doute ses partisans soulignent-ils que, progressivement au cours de la mitose, la substance achromatique acquiert une chromatité toujours plus forte qui serait peut-être due au passage de la substance nucléolaire sur elle. Aucun fait ne vient à l'appui de cette supposition qui crée, nous l'avons montré, une complication de plus dans l'ensemble des phénomènes.

A toutes les objections que nous avons développées précédemment, il nous faut ajouter une remarque à laquelle les études dont nous avons consigné les résultats dans les chapitres antérieurs nous ont amené. Elle vise le manque de généralité de la théorie du chromonema. En

effet, nous avons vu que, chez les Gymnospermes, le clivage n'était pas un phénomène prophasique. Par conséquent, nous ne pouvons pas appliquer cette théorie telle quelle au cas de ces végétaux. Par ailleurs, elle ne nous fournit aucune lumière sur la structure des petits chromosomes, qui, on l'admettra volontiers, ne doit pas être aussi complexe.

Mais tous ces arguments ne porteraient-ils pas, que nous considérions cette théorie comme éminemment discutable. La raison de cette affirmation réside dans le fait que, par deux procédés de fixation différents, nous sommes parvenus à réaliser des apparences de chromonemata dans certains chromosomes longs, grâce au liquide de Flemming et à celui de Perenyi. Si l'on peut, parfois, préconiser l'emploi du premier de ces fixateurs — que nous considérons comme assez peu indiqué pour les Phanérogames — celui du second ne saurait l'être en aucun cas. Aussi bien, d'ailleurs, les images obtenues par l'emploi de celui-ci paraissent-elles montrer un plus grand nombre d'artefacts que celles fournies par celui-là ; les troubles causés par son emploi sont, si l'on veut, plus évidents.

Par ces deux méthodes, et plus spécialement celle de Perenyi, nous avons obtenu des préparations auxquelles nous empruntons les dessins de nos figures (Planche IV, fig. 18 à 20). Il nous semble que, dans ces dernières, on peut voir l'équivalent du chromonema des auteurs et parallèlement de l'élément achromatique. Le plus souvent chaque « chromonema » paraît être simple et rares sont les figures indiquant une division de cet élément, que l'on peut retrouver à tous les stades de la mitose.

Il est assez malaisé de se prononcer sur l'action des fixateurs dans ce cas, où, cependant, leur nocivité est hors de doute. La comparaison avec des figures que nous qualifierons de normales, ne permet aucune hésitation à cet égard. D'autre part, le gonflement subi par les chromosomes est une indication certaine ; enfin l'achromaticité d'une portion du chromosome, jamais rencontrée ailleurs, lors de la mise en œuvre d'autres méthodes en tous points excellentes, nous est un autre critérium. Ce dernier phénomène rappelle absolument celui auquel on se trouve exposé en utilisant le liquide de NAWACHINE, qui ne permet pas une coloration uniforme de l'élément chromosomique, comme aussi des nucléoles.

Conclusions. — Si l'on envisage toutes les théories émises au sujet de la structure des chromosomes, on voit qu'aucune n'est à l'abri des objections et bien souvent ce que les auteurs ont donné comme une

structure n'est que l'expression d'artifices de préparation, résultant de l'usage de mauvais fixateurs. Soulignons également ces deux faits qu'aucune des théories émises ne peut être considérée comme susceptible de s'appliquer à l'ensemble des cas et que, de plus, toutes s'opposent plus ou moins les unes aux autres. A notre avis les faits ne sont pas aussi compliqués que l'on semble le croire ordinairement.

En effet, si l'on envisage le cas des chromosomes de petite taille, on reconnaît, de suite, que chez ces éléments il n'est pas possible de distinguer plusieurs constituants. Ils paraissent parfaitement homogènes. Nous pouvons en dire autant des chromosomes des Gymnospermes chez lesquels on ne discerne nullement la présence de plusieurs éléments constitutifs, quel que soit le stade sur lequel porte l'observation. Aussi bien, avons-nous noté déjà que, même les chromosomes prophasiques, apparaissaient homogènes. Si l'on pratique des coupes transversales fournissant des images de chromosomes sectionnés perpendiculairement à leur axe, on n'aperçoit aucune différenciation dans le corps du chromosome, ni sous forme d'« écorce », ni de constituant plus ou, respectivement, moins chromatique. Enfin, si l'on fait abstraction de ce que les auteurs ont nommé chromonema et que l'on examine les chromosomes d'Angiospermes, on constate que, cette fois encore, on a affaire à des éléments homogènes, sans structure interne proprement dite. D'ailleurs, les partisans du chromonema, eux-mêmes, reconnaissent qu'à certains stades, cet élément est estompé, sa visibilité réduite, à tel point qu'il se trouve être souvent indiscernable. Ce qui est alors pour eux une apparence d'homogénéité du corps chromosomique est, pour nous, une réalité que nous étendons à tous les stades de l'évolution du chromosome.

Nous sommes également amené à cette conclusion par l'examen des cinèses *in vivo*. Comme nous l'avons indiqué auparavant, dans le cas des mitoses homéotypiques de l'*Allium Porrum*, de l'*A. Cepa* et du *Vicia Faba*, les chromosomes, et plus spécialement aux stades où ils sont le plus distincts du fond sur lequel ils tranchent relativement assez peu, mais suffisamment toutefois pour être étudiés à ce sujet, nous sont toujours apparus homogènes. Nous l'avons dit, rien n'y rappelle l'apparence de chromomères, rien non plus n'y peut être homologué à un chromonema (Panche IV, fig. 15 à 17).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

On connaît les grands progrès réalisés, dans ces vingt dernières années, par la Cytologie et combien de problèmes, ayant trait soit à la structure, soit à la nature des constituants morphologiques du cytoplasma, ont été résolus. Ces résultats n'ont pu être acquis que grâce à la mise en œuvre de techniques très sûres et à une critique très avertie de leur emploi. Auparavant, en effet, les auteurs avaient recours à des procédés de fixation quelconques et rapportaient, sans aucune distinction, toutes leurs observations quelles qu'elles soient. Grâce aux travaux de GUILLIERMOND et de son Ecole, dont l'influence s'est étendue bien au delà du domaine de la cytologie végétale, on est maintenant en possession de données certaines, obtenues à l'aide de méthodes rationnelles. A toutes les notions ainsi acquises, l'observation vitale, souvent très délicate, rarement impossible, est venue apporter une confirmation précieuse. Ce dernier et remarquable perfectionnement apporté à la technique cytologique n'est encore qu'à ses débuts et il est permis de fonder sur lui les plus grands espoirs.

La Caryologie n'a pas connu d'aussi rapides et importants progrès et ceci est dû à ce que, trop souvent, les caryologistes se sont contentés d'avoir recours à des méthodes périmées. Aussi bien constate-t-on que, à cette heure encore, aucune conformité de vues ne règne sur les principales questions abordées par cette discipline. Les discussions entre Ecoles auxquelles on assiste incessamment résultent, nous semble-t-il, d'une critique insuffisante des techniques caryologiques, comme aussi des résultats. Ceux-ci, d'ailleurs, sont encore fort incomplets. Sans doute, les remarquables recherches de DE LITARDIÈRE sur les Ptéridophytes et celles de MARTENS sur un certain nombre de Phanérogames, sont venues, dans ces dernières années, apporter d'utiles précisions sur des questions particulièrement discutées. Mais il suffit de faire remarquer que, jusqu'ici, les Gymnospermes, par exemple, n'avaient pas encore été l'objet d'une étude caryologique systématique pour indiquer combien fragmentaires sont encore nos connaissances.

C'est pourquoi nous nous sommes attaché à une étude comparative du noyau et de la mitose chez les objets les plus divers, choisis dans l'embranchement des Phanérogames. Nous avons repris, pour cela, cer-

tains exemples déjà examinés avant nous et à propos desquels des opinions contradictoires s'étaient manifestées. Nous avons tenté de combler la lacune que nous venons de signaler à propos des Gymnospermes. Il convient de souligner, enfin, que, malgré le souci d'être, au point de vue des méthodes, aussi critique que possible, les résultats que nous apportons devront subir l'épreuve de la méthode la plus rationnelle, l'observation vitale, à laquelle appartient l'avenir.

*
**

I. — Etudiés sur le vivant, les noyaux présentent, suivant le cas, deux aspects très différents. Ils apparaissent, soit homogènes, soit structurés, et possèdent alors un fin réticulum, simple ou porteur de petites granulations. Après une fixation correcte, ils offrent encore les mêmes particularités, avec cette différence, toutefois, que chez ceux du premier type, on aperçoit, en outre, situés tout contre la membrane, de petits éléments chromatiques, qu'il n'était pas possible de distinguer *in vivo*, par suite de leur disposition et de leur exigüité. Pour ceux du second type, la fixation ne fait qu'accentuer, sans y apporter de changements essentiels, les aspects déjà notés au cours de l'observation vitale.

II. — L'étude de l'évolution des petits éléments chromatiques rencontrés, après fixation, dans les noyaux dits « homogènes », tend à faire admettre, hypothèse très vraisemblable semble-t-il, que l'on se trouve en face de véritables chromosomes passant tels quels de la télophase à l'état de repos, sans subir de modifications apparentes. A ces formations du noyau quiescent on peut donner le nom de « prochromosomes ». Sur ce point, cependant, la certitude absolue n'est pas encore acquise.

III. — On peut attribuer, par ailleurs, le nom de « chromocentres » aux granules rencontrés en grand nombre sur le réseau nucléaire des Gymnospermes, auquel ils donnent une apparence tout à fait particulière et qui constituent des centres de condensation de la chromatine, lors de la différenciation des chromosomes. Chez les Angiospermes, ces granulations se rencontrent rarement et sont peu nombreuses.

IV. — Les chromosomes proviennent directement des prochromosomes qui ne passent pas par le stade dit de « filaments minces » dans les noyaux d'apparence homogène. Chez les autres Angiospermes à chromosomes longs ils dérivent du réticulum qui se partage en fila-

ments minces à orientation définie et sur lesquels il n'est plus possible de reconnaître les quelques petits granules chromatiques de l'état quiescent. Chez les Gymnospermes le réseau se divise en un certain nombre de fragments où l'on reconnaît, jusqu'à ce qu'il y ait égalisation de leur épaisseur, les chromocentres.

V. — Le moment de l'apparition du clivage des chromosomes somatiques n'est pas le même dans l'ensemble des Phanérogames. Une étude attentive de cette question, dont l'importance est grande, permet de rejeter l'idée qu'il se produit à la télophase précédente. Le clivage est un phénomène essentiellement prophasique chez les Angiospermes. Il a lieu à la métaphase chez les Gymnospermes. Depuis leur différenciation jusqu'à ce stade, les chromosomes, chez ces végétaux, demeurent parfaitement entiers.

VI. — Le *Ginkgo biloba* fait exception à cette règle et le type de sa mitose, comme l'aspect de ses noyaux à l'état de repos, rappellent en tous points ceux des Angiospermes, dont il se rapproche également par l'existence d'un satellite, tant dans la plante mâle que dans la plante femelle. Le cycle évolutif de ce satellite suit, point par point, celui du chromosome-porteur.

Le *Ginkgo biloba* est la première Gymnosperme chez laquelle l'existence d'un satellite ait été signalée. C'est la seule également, parmi toutes celles étudiées ici, où cette formation ait pu être décelée.

VII. — La télophase, dans le cas des petits chromosomes, consiste simplement en un écartement de ceux-ci les uns des autres et en leur redistribution à la périphérie du noyau, où ils séjourneront, sans s'estomper, en attendant une prochaine mitose. Dans le cas des chromosomes longs, on assiste à leur alvéolisation progressive, processus grâce auquel se trouve reconstitué le réticulum rencontré à l'état quiescent. Chez les Gymnospermes il y a persistance de fragments relativement assez volumineux de chromosomes qui ne subissent pas le phénomène de l'alvéolisation et donneront les chromocentres de l'état quiescent.

VIII. — On est fondé à admettre que l'existence de prochromosomes, chez certains végétaux, et, chez d'autres, d'un réseau porteur de chromocentres, que nous savons être des fragments non alvéolisés des chromosomes télophasiques, constitue une preuve indirecte de la persistance et de l'individualité de ceux-ci.

IX. — Une étude comparative des différents fixateurs nous a conduit à considérer un grand nombre d'entre eux (Bouin, Flemming fort,

Perenyi, Carnoy) comme particulièrement destructeurs des images nucléaires et susceptibles de provoquer de nombreux artifices de préparation, dont un des plus fréquents consiste en un aboutement des chromosomes, qui paraissent alors donner un long spirème.

X. — La précipitation de l'enchylème nucléaire sous forme de fibrilles, dont l'ensemble réalise un fuseau, nous paraît devoir être placé au rang des artefacts, dus plus particulièrement à la présence d'acide acétique dans les liquides fixateurs ; la netteté des images étant, en effet, proportionnelle à la teneur de ceux-ci en cet acide. Aucun fuseau fibrillaire n'est observable *in vivo*.

XI. — Le nucléole est unique dans les noyaux homogènes, il est seul visible sur le vivant dans ce cas. Il résulte de la fusion des petits nucléoles réapparaissant à la télophase et placés symétriquement les uns aux autres dans les deux noyaux-fils. Il peut, parfois, se diviser par étranglement et chaque moitié émigre alors vers un pôle du noyau. On ne peut prouver qu'il participe à la formation des chromosomes et de nombreux faits s'opposent à une telle interprétation de son rôle, qui demeure obscur. Dans le cas des noyaux à longs chromosomes, il en va de même sur ce dernier point, et d'une façon générale le nucléole unique résultant au début de la prophase de la fusion des nucléoles, en nombre souvent variable, du noyau interphasique, ne persiste pas au delà de la métaphase.

XII. — La distinction entre nucléoline et réticuline ne paraît pas pouvoir être faite à l'aide des techniques de coloration, telles qu'elles ont été mises en œuvre jusqu'ici ; elle devrait être basée, pour être valable, sur des différences de nature microchimique.

XIII. — La mitose de l'*Equisetum arvense* n'offre aucun caractère particulier (présence d'un spirème, etc...) et n'est pas d'un type spécial. Elle n'est pas davantage susceptible de mettre en évidence des relations définies entre nucléoles et chromosomes.

XIV. — Parmi les ornementsations que peuvent présenter les chromosomes, il faut surtout distinguer les satellites que l'on doit considérer comme des formations constantes et entièrement différentes des fragments de chromosomes séparés du reste de l'élément par une constriction. A l'inverse des filaments d'union des satellites, on peut regarder les constrictiones comme des détails de structure inconstants, susceptibles d'être provoqués par certains procédés. Ne doit donc être

envisagé comme satellite qu'un fragment chromatique supplémentaire et rattaché au chromosome par un filament d'union.

XV. — Les chromosomes ne sont pas, d'une façon normale, constitués par un aboutement de chromomères.

XVI. — L'existence d'un constituant chromatique (chromonema ou chromonemata) et d'un constituant achromatique, dont la superposition formerait le chromosome, ne paraît pas démontrée. Il semble bien que, tant les chromosomes longs que les petits chromosomes soient homogènes. L'observation vitale conduit à la même interprétation et ne permet de distinguer aucune structure particulière à l'intérieur du chromosome.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABELE (K.). — Zur Bildung der Nukleolen in den Pflanzenzellen. *Bull. Soc. Biol. Lettonie*, I, pp. 21-24, 1 Pl., 1929.
- ABELE (K.). — Untersuchungen über die Nukleolen. *Protoplasma*, X, pp. 550-567, 4 fig., 1930.
- ALLEN (C. E.). — Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLII, pp. 72-82, 1 Pl., 1905.
- ALLEN (C. E.). — Nuclear division in the pollen mother cells of *Lilium canadense*. *Ann. of Bot.*, XIX, pp. 189-258, 4 Pl., 1905.
- ALTMANN (R.). — Ueber Kernstruktur und Netzstrukturen. *Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt.*, pp. 223-230, 2 fig., 1 Pl., 1892.
- AUERBACH (L.). — Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen. *Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss. Berlin*, pp. 713-750, 1891.
- BABCOCK (E. B.) and CLAUSEN (J.). — Meiosis in two species and three hybrids of *Crepis* and its bearing on taxonomic relationship. *Univ. Calif. Public. Agric. Sc.*, II, N° 15, pp. 401-432, 4 Pl., 1929.
- BACCARINI (J.). — Sulle cinesi vegetative del *Cynomorium coccineum* L. *N. Giorn. Bot. ital.*, N. Ser., XV, pp. 181-204, 1 tabl., 1908.
- BALBIANI (E. G.). — Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de *Chironomus*. *Zool. Anz.*, IV, pp. 637-641 et 662-666, 1881.
- BARANETZKY (J.). — Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. *Bot. Zeit.*, XXXVIII, pp. 241-248, 265-274 et 281-296, 1 Pl., 1880.
- BARANOW (P.). — Cytologische und embryologische Untersuchungen an *Drimyopsis maculata*. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, III, pp. 131-148, 1926.
- BEER (R.). — Studies in spore development. III. The premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Equisetum arvense*. *Ann. of Bot.*, XXVII, pp. 643-659, 3 Pl., 1913.
- BELAR (K.). — Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. *Naturwiss.*, XV, p. 725, 1927.
- BELAR (K.). — Ueber die Naturtreue des fixierten Präparats. *Verh. V intern. Kongr. f. Vererb.*, Berlin 1927. Bd. I, p. 402, 1928.
- BELAR (K.). — Die cytologischen Grundlagen der Vererbung, in BAUR und HARTMANN : *Handbuch der Vererbungswissenschaft*, Bd. I, Lief. 5. Berlin, Borntraeger, 1928.

- BELLING (J.). — A method for the study of chromosomes in pollen mother cells. *Univ. Calif. Public. Bot.*, XIV, pp. 293-294, 1928.
- BELLING (J.). — The ultimate chromomeres of *Lilium* and *Aloe* with regard to the number of genes. *Ibid.*, XIV, pp. 307-318, 1928.
- BELLING (J.). — Genes and chromomeres in flowering plants. *Nature*, CXXI, p. 831, 1928.
- BELLING (J.). — Nodes and internodes of trivalents of *Hyacinthus*. *Univ. Calif. Public. Bot.*, XIV, N° 18, pp. 379-388, 1929.
- BENEDEN (E. VAN). — Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation : *Ascaris megalocephala*. *Arch. Biol.*, IV, p. 265, 1883.
- BONNEVIE (K.). — Chromosomenstudien I. Chromosomen von *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma*. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. *Arch. f. Zellforsch.*, I, pp. 450-514, 2 fig., Pl. 11-15, 1908.
- BONNEVIE (K.). — Chromosomenstudien III. Chromatinreifung in *Allium Cepa* (♂). *Ibid.*, VI, pp. 190-253, Pl. 10-13, 1911.
- BROWN (R.). — Observations on the organs and modes of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. London (Reproduit in *Miscell. Bot. Works*, vol. I, pp. 487-543, London, 1866).
- BROWNE (E. N.). — A comparative study of the chromosomes of six species of *Notonecta*. *Journ. Morph.*, XXVII, pp. 119-161, 7 Pl., 1916.
- BÜTSCHLI (O.). — Vorl. Mitt. über Untersuchungen betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXV, pp. 201-213, 1875.
- BÜTSCHLI (O.). — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. 1 vol., 254 pp., 6 Pl., 23 fig. Leipzig 1892.
- CAMP (G. M. VAN). — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique du *Clivia miniata*. *La Cellule*, XXXIV, pp. 5-49, 2 Pl., 1924.
- CANTI (R. G.). — Voir STRANGEWAYS.
- CARRUTHERS (D.). — The somatic mitoses in *Hyacinthus orientalis* var. *albus*. *Arch. f. Zellforsch.*, XV, pp. 370-376, Pl. 20, 1921.
- CHAMBERLAIN (CH. J.). — Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*. II. The pollen grain. *Bot. Gaz.*, XXIII, pp. 423-430, 2 Pl., 1897.
- CHAMBERS (R.). — Some physical properties of the cell nucleus. *Science*, N. S., XL, pp. 824-827, 1914.
- CHAMBERS (R.). — Microdissection studies on the germ cell. *Ibid.*, XLI, pp. 290-293, 1915.
- CHAMBERS (R.). — The physical structure of protoplasm as determined by microdissection and injection, in COWDRY, *General Cytology*, pp. 235-309. Chicago Univ. Press 1924.

- CHODAT (R.). — La caryocinèse et la réduction chromatique observées sur le vivant. *C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, XLI, pp. 96-99, 1924.
- CONARD (A.). — Sur la structure et l'origine des noyaux polymorphes et fragmentés de la tige de *Tradescantia*. *Mém. Acad. roy. Belg.*, Classe Sc., IX, p. 66, 1928.
- DARLINGTON (C. D.). — Chromosome studies in the Scilleae. *Journ. Genet.*, XVI, pp. 237-251, 3 Pl., 1926.
- DELAUNAY (L.). — Kern und Art. Typische Chromosomenformen. *Planta*, VII, pp. 100-112, 1929.
- DELLA VALLE (P.). — Le analogie fisico-chimiche della formazione e della dissoluzione dei cromosomi. *Monit. zool. ital.*, XX, p. 265, 1910.
- DELLA VALLE (P.). — La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. *Arch. zool. ital.*, VI, p. 37, 1912.
- DEMOOR (J.). — Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. *Arch. Biol.*, XIII, p. 163, 1894.
- DEVISE (R.). — La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europea*. *La Cellule*, XXXII, pp. 249-307, 1922.
- EICHHORN (A.). — Sur la caryocinèse somatique de l'*Equisetum arvense* et de l'*Equisetum maximum*. *C. R. Soc. Biol.*, XCVI, p. 152, 1927.
- EICHHORN (A.). — Prophase et métaphase de la mitose somatique chez *Pinus pinea* et *Pinus halepensis*. *Ibid.*, XCVII, p. 333, 1927.
- EICHHORN (A.). — Sur divers stades de la mitose d'*Hyacinthus orientalis* et, comparativement, de l'*Allium Cepa*. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXXVI, p. 778, 1928.
- EICHHORN (A.). — Sur la mitose somatique et le satellite du *Ginkgo biloba*. *C. R. Soc. Biol.*, XCIX, p. 1787, 1928.
- EICHHORN (A.). — Sur la division des chromosomes somatiques chez les Gymnospermes. *Ibid.*, C, p. 1116, 1929.
- EICHHORN (A.). — Sur la mitose somatique des Pinacées. *Arch. Anat. microsc.*, XXV, pp. 489-493, 1929.
- EICHHORN (A.). — Action des colorants vitaux sur la croissance des racines. *C. R. Soc. Biol.*, CIII, p. 374, 1930.
- EICHHORN (A.). — Sur la notion de prochromosomes et de chromocentres. *Ibid.*, CIV, p. 854, 1930.
- EICHHORN (A.). — Aperçus sur le noyau à l'état quiescent. *Rev. gén. Bot.*, XLII, 1930.
- EISEN (G.). — The chromoplast and chromioles. *Biol. Centralbl.*, XIX, pp. 129-135, 1889.
- FLEMMING (W.). — Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihre Lebenserscheinungen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, XVI, XIX, XX, 1879, 1880 et 1881.
- FLEMMING (W.). — Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

- FOL (H.). — Die « Centrenquadrille », eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. *Anat. Anz.*, VI, pp. 266-274, 10 fig., 1891.
- FRASER (Helen C. I.) and SNELL (J.). — The vegetative divisions in *Vicia Faba*. *Ann. of Bot.*, XXV, pp. 845-855, 1911.
- FREW (P.) and BOWEN (R. H.). — Nucleolar behavior in the mitosis of plant cells. *Quart. Journ. Microsc. Soc.*, LXXIII, pp. 197-214, 1929.
- FRIESENDAHL (A.). — Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. *Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, XLVIII, 1912.
- GEITLER (L.). — Der feinere Bau der Chromosomen von *Crepis*. *Zeitschr. f. Zellf. und mikrosk. Anat.*, X, pp. 195-200, 2 fig., 1929.
- GEORGEVITCH (P.). — Zur Nukleolusfrage. *Beih. z. Bot. Centralbl.*, XXIII, pp. 45-53, 1908.
- GHIMPU (V.). — Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus*. Thèse Fac. Sc. Paris et *Arch. Anat. microsc.*, XXVI, pp. 135-234, 34 fig., 6 Pl., 1930.
- GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude cytologique des Ascomycètes. *C. R. Ac. Sc.*, CXXXVII, pp. 938, 1903.
- GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasma des Ascomycètes. *Rev. Gén. Bot.*, XVI, pp. 50-77, 3 fig., 2 Pl., 1904.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches sur la karyokinèse des Ascomycètes. *Ibid.*, XVI, pp. 129-134, 2 Pl., 1904.
- GUILLIERMOND (A.). — Remarques sur l'évolution nucléaire et les mitoses de l'asque chez les Ascomycètes. *C. R. Ac. Sc.*, CXLIX, p. 350, 1904.
- GUILLIERMOND (A.). — Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. Contribution à l'étude physiologique de la cellule. *Rev. gén. Bot.*, XXXI, passim, 35 fig., 95 Pl., 1919.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches ultramicroscopiques sur les cellules végétales. *Ibid.*, XLII, passim, 12 fig., 11 Pl., 1930.
- GUILLIERMOND (A.). — Résultats d'observations ultramicroscopiques sur les cellules végétales. *Bull. Histol.*, VII, pp. 65-78, 2 fig., 1930.
- GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.). — Revue générale des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925. *Rev. gén. Bot.*, XXXVIII et XXXIX, passim, 1926-1927.
- HEITZ (E.). — Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich. I. *Zeitschr. Bot.*, XVIII, pp. 625-681, 1 Pl., 1926.
- HEITZ (E.). — Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, XLVII, pp. 274-284, 1 Pl., 1929.

- HOFMEISTER (W.). — Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
- JANSSENS (F. A.). — La spermatogenèse chez les Tritons. *La Cellule*, XIX, pp. 5-116, 3 Pl., 1901.
- KAGAWA (F.). — Cytological studies on Triticum and Aegilops. *La Cellule*, XXXVII, pp. 232-320, 5 Pl., 1927.
- KAGAWA (F.). — Studies on the size of chromosomes in relation to the phylogeny of crop plants. *Proc. Crop. Sc. Soc. Japan*, III, pp. 17-24, 1929
- KAUFMANN (B. P.). — Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. I. Somatic mitoses in Tradescantia pilosa. *Amer. Journ. Bot.*, XIII, pp. 59-80, 3 Pl., 1926.
- KAUFMANN (B. P.). — Idem. II. Podophyllum peltatum. *Ibid.*, XII, pp. 355-363, 1926.
- KÖRNICKE (M.). — Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, XXI, 1903.
- KUHN (E.). — Die Beziehung der Chromocentren zur Chromosomenbildung. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, XLVII, pp. 420-430, 1929.
- KUWADA (Y.). — On the spiral structure of the chromosomes. *Bot. Mag. Tokyo*, XLI, pp. 100-109, 1 Pl., 1927.
- LENOIR (M.). — Technique cytologique. Méthode de différenciation des chromatines nucléaires par l'hématoxyline et la safranine après fixation au liquide de Bouin-Duboscq-Brasil. *Rev. gén. Bot.*, XXXVIII, p. 354, 1926.
- LENOIR (M.). — Evolution des chromatines ; leurs rapports entre elles et avec la cinèse. *Arch. Morph. exp. et gén.*, fasc. n° 26, pp. 1-207, Pl. 1-6, 1926.
- LEVI (G.). — Il ritmo e le modalita della mitosi nelle cellule viventi coltivate in vitro. *Arch. ital. Anat. Embr.*, XV, p. 243, 1916.
- LEWIS (M. R.). — Reversible gelation in living cells. *J. Hopsk. Hosp. Bull.*, XXXIV, p. 373, 1923.
- LEWIS (W. H.) and LEWIS (M. R.). — Behavior of cells in tissue cultures, in COWDRY, *General Cytology*, pp. 383-447, 9 Pl., Chicago University Press 1924.
- LITARDIÈRE (R. DE). — Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. *La Cellule*, XXXI, pp. 255-475, 1921.
- LITARDIÈRE (R. DE). — Les diverses étapes de « l'agonie » des noyaux sous l'influence d'une température élevée. *C. R. Soc. Biol.*, XCII, p. 796, 1925.
- LUNDEGARDH (H.). — Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothese über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia Faba. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLVIII, pp. 285-378, 3 Pl., 1910.

- LUNDEGARDH (H.). — Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. *Ibid.*, LI, pp. 236-282, 8 fig., Pl. 2, 1912.
- LUNDEGARDH (H.). — Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. *Arch. f. Zellforsch.*, IX, pp. 205-330, 9 fig., Pl. 17-19, 1912.
- LUNDEGARDH (H.). — Chromosomen, Nukleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, XI, pp. 373-542, 7 fig., Pl. 11-14, 1912.
- LUNDSTRÖM (A. N.). — Jakttagelser af celldelning på levende material. *Bot. Notiser*, 1879.
- MANGENOT (G.). — Voir GUILLIERMOND.
- MANGENOT (G.). — Données morphologiques sur la matière vivante. 1 vol., 258 pp., 54 fig. Paris, Guillon, 1930.
- MARTENS (P.). — Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. I. Paris quadrifolia. *La Cellule*, XXXIII, pp. 331-428, 4 Pl., 1922.
- MARTENS (P.). — Idem. II. Listera ovata. *Ibid.*, XXXVI, pp. 125-214, 2 Pl., 1925.
- MARTENS (P.). — Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *Ibid.*, XXXVIII, pp. 69-174, 1 Pl., 1927.
- MARTENS (P.). — Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *Ibid.*, XXXIX, pp. 169-216, 1929.
- MARTINS MANO (Th.). — Nucléole et chromosomes dans le méristème racinaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. *La Cellule*, XXII, pp. 57-76, Pl. 1-4, 1905.
- MEYEN (F. J. F.). — Neues System der Pflanzenphysiologie. 1837.
- MIYAKE (K.). — Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLII, pp. 83-120, 3 Pl., 1905.
- MOL (W. E. DE). — On chromosomal constrictions, satellites and nucleoli in *Hyacinthus orientalis*. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, XV, pp. 93-116, 2 Pl., 1927.
- MOTTIER (D. M.). — Beiträge zur Kenntnis der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XXX, pp. 169-204, 2 Pl., 1897.
- MULLER (Cl.). — Kernstudien an Pflanzen. I u. II. *Arch. f. Zellforsch.*, VIII, pp. 1-51, 2 Pl., 1912.
- NAGELI (C. v.). — Zellkerne, Zellbildung und Zellwachstum. *Zeitschr. f. wiss. Bot.*, I, 1844.
- NAWASCHIN (M.). — Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, II, pp. 98-111, 1925.

- NAWASCHIN (M.). — Variabilität des Zellkernes bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. *Ibid.*, IV, pp. 171-215, 1926.
- NAWASCHIN (S.). — Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, XLV, pp. 415-428, 1 Pl., 1927.
- NEMEC (B.). — Ueber Struktur und Aggregatzustand des Zellkernes. *Protoplasma*, VII, pp. 423-443, 42 fig., 1929.
- NEWTON (W. C. F.). — Studies on somatic chromosomes. I. Pairing and segmentation in *Galtonia*. *Ann. of Bot.*, XXXVIII, pp. 197-206, 1 Pl., 1924.
- OVERTON (J. B.). — Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLII, pp. 121-153, 2 Pl., 1905.
- OVERTON (J. B.). — On the organization of the nuclei in the pollen mother cells of certain plants with special reference to the permanence of the chromosomes. *Ann. of Bot.*, XXIII, pp. 19-61, 3 Pl., 1909.
- PFITZNER (W.). — Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkernes. *Morph. Jahrb.*, VII, pp. 289-311, 1882.
- REED (T.). — The nature of the double spireme in *Allium Cepa*. *Ann. of Bot.*, XXVIII, pp. 271-281, 2 Pl., 1914.
- REMAK (R.). — Ueber extracellulare Entstehung thierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. *Müller's Archiv*, 1852.
- REUTER (E.). — Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen. *Acta zool. fennica*, IX, pp. 1-487, 8 Pl., 9 fig., 1930.
- ROBYNS (W.). — Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytocinèse dans les divisions somatiques des Phanérogames. I. *La Cellule*, XXXIV, pp. 365-454.
- ROBYNS (W.). — Idem. II. *Ibid.*, XXXVII, (vol. jubil. Grégoire, III), pp. 143-178, 1926.
- ROBYNS (W.). — La figure achromatique sur matériel frais, dans les divisions somatiques des Phanérogames. *Ibid.*, XXXIX, pp. 83-119, 1929.
- ROSEN (F.). — Ueber funktionelle Untersuchung verschiedener Kernbestandteile und der Sexualkerne. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, V, 1892.
- ROSENBERG (O.). — Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. *Flora*, XCIII, pp. 251-259, 1904.
- SAKAMURA (T.). — Ueber die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia Faba* L. *Bot. Mag. Tokyo*, XXIX, pp. 287-300, 1 Pl., 1915.
- SAKAMURA (T.). — Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo*, XXXIX, 221 pp., 7 Pl., 1920.
- SAKAMURA (T.). — Chromosomenforschung am frischen Material. *Protoplasma*, I, pp. 537-565, 2 Pl., 1927.

- SAKAMURA (T.). — Fixierung von Chromosomen mit siedendem Wasser. *Bot. Mag. Tokyo*, XLI, pp. 59-64, 1 Pl., 1927.
- SAMASSA (P.). — Ueber die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung, von *Tradescantia* u. s. w. *Verhandl. d. nat. med. Vereins Heidelberg*, N. F., VI, 1898.
- SARBADHIKARI (P. C.). — Cytology of *Osmunda* and *Doodia*. I. On the somatic and meiotic mitoses of *Doodia*. *Ann. of Bot.*, XXXVIII, pp. 1-26, 5 Pl., 1924.
- SCARTH (G. W.). — The structural organisation of plant protoplasm in the light of micrurgy. *Protoplasma*, II, p. 189, 1927.
- SCHAEDE (R.). — Untersuchungen über Zelle, Kern und ihre Teilung an lebendem Objekt. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, XIV, pp. 231-260, 1925.
- SCHAEDE (R.). — Ueber die Struktur des Ruhekernelnes. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, XLIV, pp. 298-300, 1926.
- SCHAFFNER (J. H.). — Karyokinesis in the root tips of *Allium Cepa*. *Bot. Gaz.*, XXIII, pp. 430-452, Pl. 21-22, 1898.
- SCHILLER (J.). — Ueber den Verlauf der Kernteilung bei *Capparis* mit Dauerchromosomen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, LXIV, pp. 491-500, 1928.
- SCHLEICHER (W.). — Die Knorpelzelltheilung, u. s. w. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, XVI, pp. 248-300, 1878.
- SCHLEIDEN (M. J.). — Beiträge zur Phytogenese. *Müller's Archiv*, 1838.
- SCHNEIDER (A.). — Untersuchungen über Platelminthen. *Jahrb. d. Oberhess. Gesell. Naturheilkunde*, XIV, 1873.
- SCHÜRHOFF (P. N.). — Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. *Flora*, CX, pp. 52-66, 1918.
- SCHÜRHOFF (P. N.). — Die Zytologie der Blütenpflanzen. 1 vol., Stuttgart 1926.
- SEIFRIZ (W.). — The structure of protoplasma. *Biol. Rev.*, *Biol. Proc. Cambr. Phil. Soc.*, IV, pp. 76-102, 1929.
- SENJANINOVA (M.). — Das Verhalten des Nucleolus und der Trabanten während der somatischen Mitosen und der Reifeteilungen bei *Ranunculus acer* L. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, III, pp. 417-430, 1926.
- SHARP (L. W.). — Somatic chromosomes in *Vicia*. *La Cellule*, XXIX, pp. 297-331, Pl. 1-2, 1914.
- SHARP (L. W.). — Structure of large somatic chromosomes. *Bot. Gaz.*, LXXXVIII, pp. 349-382, 3 Pl., 1 fig., 1929.
- SHINKE (Namio). — On the spiral structure of chromosomes in some higher plants. *Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ.*, S. Bot., V, n° 2, pp. 239-245, 1 Pl., 1930.
- SOROKIN (H.). — A study of meiosis in *Ranunculus acris*. *Amer. Journ. Bot.*, XIV, pp. 76-84, 3 Pl., 1927.
- SOROKIN (H.). — The chromosomes of *Ranunculus acris*. *Amer. Natur.*, LXI, pp. 571-574, 1927.

- SOROKIN (H.). — Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris*. *Genetics*, XII, pp. 59-83, 1927.
- SOROKIN (H.). — Idiograms, nucleoli and satellites of certain *Ranunculaceae*. *Amer. Journ. Bot.*, XVI, pp. 407-420, 2 Pl., 1927.
- SOROKINA (O. N.). — On the chromosomes of *Aegilops* species (en russe, résumé anglais). *Bull. appl. Bot. and Plant Breeding*, XIX, pp. 523-532, 1928.
- SPRUMONT (G.). — Chromosomes et satellites dans quelques espèces d'*Ornithogalum*. *La Cellule*, XXXVIII, pp. 269-292, 2 Pl., 1928.
- STOUT (A. B.). — The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. *Arch. f. Zellforsch.*, IX, pp. 114-140, 2 Pl., 1912.
- STRANGEWAYS (T. S. P.) and CANTI (R. G.). — The living cell in vitro as shown by darkground illumination and the changes induced in such cells by fixing reagents. *Quart. Journ. Microsc. Soc.*, LXXI, 1927.
- STRASBURGER (E.). — Ueber Zellbildung und Zellteilung. Iena, 1^{re} édit. 1875, 3^e édit. 1880.
- STRASBURGER (E.). — Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. *Bot. Zeit.*, XXXVII, 1879.
- STRASBURGER (E.). — Ueber ein zu Demonstrationen geeignetes Zellteilungsobjekt. *Sitz.-Ber. Ien. Gesell. Med. Nat.*, p. 93, 1879.
- STRASBURGER (E.). — Ueber die Individualität der Chromosomen und die Propfhybridenfrage. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XLIV, pp. 482-555, 3 Pl., 1907.
- STRASBURGER (E.). — Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre. *Kult. Gegenwart*, III, Abt. IV, Bot. T., Bd. 2, pp. 1-174, 1913.
- SUESSENGUTH (K.). — Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. *Flora*, CXIV, pp. 313-328, 1921.
- SVESNIKOVA (I. N.). — Karyological studies on *Vicia*. *Bull. appl. Bot. and Plant Breeding*, XVII, pp. 37-72, 1927.
- TAYLOR (W. R.). — Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. *Amer. Journ. Bot.*, XII, pp. 238-244, 1 Pl., 1925.
- TAYLOR (W. R.). — The chromosome morphology of *Veltheimia*, *Allium* and *Cyrtanthus*. *Ibid.*, XIII, pp. 101-115, 1926.
- TAYLOR (W. R.). — Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera. *Ibid.*, XIII, pp. 179-193, 1926.
- TISCHLER (G.). — Allgemeine Pflanzenkaryologie, in K. LINSBAUER, *Handbuch der Pflanzenanatomie*, I Abt., I Teil, II Bd. Berlin, Borntraeger, 1921-1922.
- TSCHERNOYAROW (M.). — Ueber die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkerne von *Najas major*. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, XXXII, pp. 248-300, 1878.

- VEJDOVSKY (F.). — Zum Problem der Vererbungsträger. *Kön. Böhm. Gesell. Wiss.*, Prag 1912.
- WAGER (H.). — The nucleolus and nuclear division in the root apex of Phaseolus. *Ann. of Bot.*, XVIII, pp. 29-95, Pl. 5, 1904.
- WALDEYER (W.). — Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, XXXII, pp. 1-122, 1888.
- WEBER (F.). — Cytoplasma- und Kern-Zustandsänderungen. *Protoplasma*, II, p. 305, 1927.
- WENRICH (D. H.). — The spermatogenesis of Phrynotettix magnus with special reference to synapsis and the individuality of chromosomes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, LX, pp. 57-135, 10 Pl., 1916.
- WILSON (E. B.). — The cell in development and heredity, 3^e édit., New-York, Mac Millan, 1925.
- YAMAHA (G.). — Ueber die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen, nebst dem Artefaktproblem in Pflanzenzytologie. *Bot. Mag. Tokyo*, XL, p. 172, 1926.
- YAMAHA (G.). — Experimentelle zytologische Beiträge. I Mitt. Orientierungsversuche an den Wurzelspitzen einiger Pflanzen. *Journ. Fac. Sc. Imp. Univ. Tokyo*, II, pp. 1-214, 13 Pl., 1927.
- YAMAHA (G.) and SINOTO (Y.). — On the behavior of the nucleolus in the somatic mitosis of higher plants, with microchemical notes. *Bot. Mag. Tokyo*, XXXIX, pp. 205-219, Pl. 3, 1925.
- ZACHARIAS (E.). — Ueber das Verhalten des Zellkernes im wachsenden Zellen. *Flora*, LXXXI, 1895.
- ZIMMERMANN (A.). — Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Iena 1896.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

1. Noyau quiescent après fixation par liquides nocifs.
2. Spirème artificiel obtenu à l'aide de certains liquides fixateurs.
3. Télophase (tassement polaire artificiel).
4. Noyau quiescent non structuré après fixation par liquides nocifs.
5. Nucléoles en gouttes obtenus par les mêmes moyens.
6. Chromonema.
7. Noyau interphasique d'Angiosperme (*Vicia*) observé sur le vivant.
8. Noyau interphasique de Gymnosperme (*Cedrus*) observé sur le vivant.
9. Noyau interphasique de Courge observé sur le vivant.
10. Noyau interphasique de Courge après passage d'un liquide fixateur entre lame et lamelle.
11. Même noyau qu'en 7, après fixation au liquide de Helly.
12. Même noyau qu'en 8, après fixation au liquide de Helly (chromocentres).
13. Même noyau qu'en 9, après fixation au liquide de Helly ; les prochromosomes sont visibles.
14. Filaments doubles prophasiques de l'*Allium Cepa* (liquide de Helly).
15. Filaments doubles prophasiques chez *Vicia Faba*.
16. Filaments doubles prophasiques chez *Hyacinthus*.
17. Chromosome prophasique d'*Allium*.
18. Chromosome prophasique chez *Hyacinthus*.
19. Métaphase chez *Hyacinthus*.

PLANCHE II

1. Anaphase de *Vicia*.
2. Début de creusement des chromosomes à la télophase chez *Allium*.
3. Détail du précédent à un stade beaucoup plus avancé.
4. *Hyacinthus*, fin de télophase.
5. Reconstitution du réseau chez *Vicia*.

- 5a. Réseau du noyau précédent reconstitué.
6. Noyau de Gymnosperme fixé au liquide de Helly, au repos (chromocentres).
7. Début de prophase chez une Gymnosperme.
8. Rupture du réseau en cours de prophase, mêmes végétaux.
9. Action du Flemming fort sur la prophase des Gymnospermes.
10. Prophase avancée chez une Gymnosperme.
11. Détail du précédent montrant les filaments chromosomiques avec nodules (chromocentres).
12. Chromosomes prophasiques, sous forme de filaments chromosomiques non encore épaissis ; aucun clivage, disposition régulière de ces filaments.
13. Chromosomes de Gymnospermes sans trace de clivage (*Pinus*).
14. Filaments prophasiques non clivés (*Cupressus*), légèrement plus minces que chez *Pinus*.
15. Chromosomes de *Cedrus*.
16. Chromosomes de *Cupressus*, légèrement plus effilés que les précédents.
17. Apparition du clivage à la métaphase, chez les Gymnospermes.
18. Anaphase de *Cupressus* montrant les chromosomes plus effilés que chez les autres exemples.

PLANCHE III

1. Télaphase de Gymnospermes (*Abies*).
2. Apparition des alvéoles dans les chromosomes télaphasiques chez les Gymnospermes.
3. Stade plus avancé ; certaines portions des chromosomes persisteront sous forme de chromocentres.
4. Régularisation du réseau ; persistance des chromocentres.
5. Noyau au repos reconstitué avec chromocentres.
6. Noyau quiescent de *Ginkgo* avec fin réticulum régulier.
- 7, 8 et 9. Délimitation des chromosomes aux dépens du réseau ; chez cette Gymnosperme, apparition précoce d'un clivage à la prophase.
10. Chromosome porteur d'un satellite.
11. Autre chromosome rappelant ceux des Angiospermes.
12. Métaphase montrant le clivage du satellite parallèlement à celui du chromosome porteur.

13. Anaphase montrant la répartition d'un satellite-fils entre chacun des noyaux-fils.
14. Fin de télophase et reconstitution du réseau.
15. Réticulum reconstitué.
16. Noyau de Courge au repos montrant, après action du fixateur, des pro-chromosomes ; un seul gros nucléole central.
17. Métaphase chez *Cucumis*.
18. Séparation des chromosomes à la métaphase.
19. Métaphase de *Solanum* vue du pôle.
20. Action de liquides fixateurs nocifs sur la mitose (métaphase) de noyaux à petits chromosomes.
21. Un cas de persistance du nucléole jusqu'à la métaphase.
22. Anaphase chez *Cucurbita*.
23. Télophase.
24. Passage à l'état quiescent.

PLANCHE IV

1. Deux noyaux-fils chez la Courge, montrant la présence de filaments reliant entre eux les futurs prochromosomes.
2. Noyau quiescent reconstitué.
3. Noyau d'*Equisetum* porteur d'un fin réseau.
4. Rupture des mailles du réseau à la prophase.
5. Chromosomes prophasiques.
6. Métaphase.
7. Métaphase vue du pôle.
8. Métaphase après fixation par liquide de Lenoir ; chromosomes aboutés formant des anses.
9. Anaphase.
10. Télophase.
11. Fin de télophase.
12. Reconstitution du réseau.
13. Chromosomes prophasiques (structure artificielle).
14. Chromosomes prophasiques (chromomères).
15. Anaphase de *Vicia* observée sur le vivant (mitose réductrice).
16. Chromosome métaphasique d'*Allium* observé sur le vivant.

17. Aspect des chromosomes vus du pôle (observation vitale).
18. Chromonema dans chromosomes prophasiques de *Vicia* (fixation au liquide de Perenyi).
19. Chromonema dans chromosomes métaphasiques de *Vicia* (fixation au liquide de Perenyi).
20. Chromonema dans chromosomes anaphasiques de *Vicia* (fixation au liquide de Perenyi).

Dessins exécutés à l'aide de l'objectif 1/16 Leitz ; oculaire 20× ; grossissement : env. 1.800 fois.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
PLAN DU TRAVAIL	4
CHAPITRE PREMIER. — L'Observation vitale, la Fixation et les Fixateurs.	5
A. Observation vitale	5
B. Fixation	6
C. Coloration	10
D. Matériel	11
CHAPITRE II. — Le Noyau au repos	13
La chromatine dans le noyau au repos	13
Opinions sur le noyau structuré	14
Opinions sur le noyau homogène	15
CHAPITRE III. — Chromocentres et Prochromosomes	17
CHAPITRE IV. — Prophase	22
Cas des noyaux homogènes	24
Cas des noyaux pourvus d'un réticulum	25
Cas du <i>Ginkgo biloba</i>	26
La question du spirème	26
Disposition des chromosomes prophasiques	27
CHAPITRE V. — Métaphase	28
LA QUESTION DU FUSEAU	30
CHAPITRE VI. — Anaphase et Télophase, Enchylème nucléaire	33
A. ANAPHASE	33
B. TÉLOPHASE	33
a. Cas des petits chromosomes	34
b. Cas des Angiospermes à longs chromosomes	34
c. Cas des Gymnospermes	35
C. ENCHYLÈME NUCLÉAIRE	36

CHAPITRE VII. — Le Nucléole	39
Rôle du nucléole selon van Camp	41
Le nucléole dans les cellules à petits chromosomes	41
Le nucléole des noyaux à grands chromosomes	43
Rapports entre chromosomes et nucléole	44
Nucléoles et chromosomes chez <i>Equisetum</i>	46
Cycle de la mitose chez <i>Equisetum</i>	50
Discussion	53
CHAPITRE VIII. — Les Satellites	59
Satellites et constriction	59
Cycle évolutif des satellites	61
Satellite du <i>Ginkgo biloba</i>	63
Satellites chez certaines Angiospermes	65
Satellites et fixateurs	66
CHAPITRE IX. — La constitution des Chromosomes	68
A. LES CHROMOMÈRES	68
Discussion	69
Euchromatine et hétérochromatine	71
B. THÉORIE DU CHROMONEMA	72
Discussion	75
Conclusions	78
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	80
BIBLIOGRAPHIE	85
EXPLICATION DES PLANCHES	95



A. Eichhorn, del.

Fernique, sc.

*Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes
et les Gymnospermes*



A. Eichhorn, del.

Fernique, sc.

*Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes
et les Gymnospermes*



A. Eichhorn, del.

Fernique, sc.

Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes
et les Gymnospermes



A. Eichhorn, del.

Fernique, sc.

*Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes
et les Gymnospermes*

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

Les théories actuelles sur la détermination du sexe.

L'Ardenne.

Vu et approuvé :

Paris, le 22 Décembre 1930.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

C. MAURAIN

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

S. CHARLÉTY

